

Carrera del Doctorado en Ciencias Naturales

**PALEOBIOLOGÍA DE UNGULADOS DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ
(MIOCENO TEMPRANO-MEDIO), PATAGONIA, ARGENTINA.
UNA APROXIMACIÓN MORFOMÉTRICA Y MORFOFUNCIONAL
AL ESTUDIO DEL APARATO MASTICATORIO.**

Tesis doctoral por:

Lic. Guillermo Hernán CASSINI

Director

Dr. Sergio Fabián VIZCAÍNO

Codirectora

Dra. María Susana BARGO



Facultad de Ciencias Naturales y Museo
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

La Plata, 11 de Febrero de 2011

*A la memoria de mis Abuelos “los cinco”,
a Pato, Pato y SCJ*

*“Era un lindo caballo, mi caballo
abría su relincho en la mañana saludándolo al sol
caracoleaba sobre el parche del camino,
cuando íbamos al pueblo
y una noche no se que le pasó, no sé que le paso
y era un lindo caballo, mi caballo”*

Atahualpa Yupanqui

AGRADECIMIENTOS

En estas líneas expreso mi más profundo agradecimiento a colegas, amigos y familiares que de un modo u otro influyeron en la realización y finalización de esta tesis.

A mi director, Dr. Sergio Vizcaíno a quien conocí de alumno en la Universidad de Luján, y a partir de las charlas que organizaba en Luján junto a renombrados investigadores como Alexander McNeill, Richard Fariña, Nick Milne, entre otros despertó en mi el interés por la morfología funcional. Durante estos años, me brindo su contante apoyo, empuje, y dedicación para realizar este trabajo.

A mi directora Dra. Susana Bargo, por su mirada crítica, su buena predisposición para discutir tantos números y ponerlos en un contexto biológico más amigable, como así también por su orientación durante estos años.

A quienes me permitieron el acceso para estudiar el material en las colecciones a su cargo: Dres. Marcelo Reguero y Lic. Lucas Pomi de Paleontología de Vertebrados y a los Dres. Diego Verzi e Itatí Olivares de la Colección de Mastozoología del Museo de La Plata; A los Dres. Alejandro Kramarz y Juan Carlos Fernicola de la Colección de Paleontología de Vertebrados y el Dr. David Flores de la Colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires; Dr. Adán Tauber del Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina de Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz; Dr. John Flynn y Judith Galkin y Andres Gianlombardo de la Colección de Paleontología y Dra. Nancy Simmons y a las asistentes Eileen Westwig y Ariel Pyne de la colección mastozoológica del American Museum of Natural History de New York; a los Dres. Walter Joyce de la colección de Paleontología y Kristof Zyskowski de la colección de Mastozoología del Yale Peabody Museum de New Heaven, USA.

Al Dr. Manuel Mendoza por su valiosa guía y colaboración con los análisis ecomorfológicos utilizando las técnicas de aprendizaje computacional, a pesar de las extensas distancias geográficas.

Al Dr. David Flores por las charlas, bibliografía y su colaboración con el análisis de alometría ontogenética.

A Walter Acosta por la realización de las radiografías sobre el material colectado.

A la Doctora Annat Haber por introducirme en el manejo del R, por facilitarme las rutinas de su autoría, alentarme a crear las propias y su continua predisposición para consultas y dudas sobre los aspectos metodológicos.

Al Dr. Rolando González-José y a Carolina Paschetta por facilitarme bibliografía y estar siempre dispuestos a resolver dudas de Morfometría Geométrica y los problemas con las matrices de landmarks en 3D y los programas utilizados en esta tesis.

Al Dr. Nick Milne por introducirme al mundo de la morfometría geométrica, enseñarme a usar el microscribe, el manejo del morphologika, las sugerencias en la elección

de los landmarks y por pasarme su base de datos de macropódidos para incluirlos en los análisis.

Al Lic. Santiago Doyle por su orientación y colaboración con las técnicas de regresión no paramétricas.

Al Lic. Leonel Acosta y Francisco Solari Orellana por la preparación del material.

Al Lic. Nestor Toledo, con quien a lo largo de estos casi cuatro años de compartir el lugar de trabajo, cursos, el viaje a las colecciones de EE.UU., charlas, mate, ideas, música, he entablado una excelente amistad. Por su colaboración con las ilustraciones, (en particular las de *Adinotherium* (de su autoría) la que utilicé de modelo para realizar todas las demás), las descripciones, usos de términos, lectura de los manuscritos, en fin por todos los favores que brinda un buen amigo.

A la Lic. Yanina Herrera, por sus aportes, revisiones y sugerencias en particular en esta última etapa del armado de esta tesis.

A todos aquellos que me alojaron en sus hogares en el transcurso de estos años, Isabel de Sena, José Miguel, Iara, Ricardo por la larga estadía en New York, Juan José Rustan de Córdoba, José Luis Carballido de Trelew, Pato y Ale de Capital, y a Leonel, Néstor y el Dino que me aguantaron en La Plata.

A María José Vispo por sus consejos en la organización del viaje a EE.UU. y a Mauro Prestifilipo por confiarme la notebook para el trabajo con el microscribe en las colecciones del AMNH y YPM.

Finalmente a los afectos, que directa o indirectamente influyeron en este trabajo, a mis viejos Dito y Norma por alentarme desde chico a seguir mi vocación, a mi hermana Pato por los inolvidables momentos compartidos y el aguante, a la Sole por ser fuente continua de inspiración, a mi primo Pato por acompañarme en cada emprendimiento; a Moroco, la Gorda y la loca Neftis, Puvsko; a los “doce” (Dani, Tito, Nacho, Marquitos, Pato, Leo, Juancito, Ricardito, Pancho, Walter, Juan y Guille), también a Alejandra, Marcela, Javier, Carolina, Florencia, Caito, Santi, María, Coque, Silvita, Josefina, Diego, Lucía, Clarita; a los doctorandos Javier Echevarria, Ana Paula Carignano, Josefina Bodnar, Leandro Martín Pérez, Matías Taglioretti, Amalia Villafañe y Daniel Cabrera; y no puedo dejar de mencionar a dos amigas, las que siempre estuvieron ahí, en especial en los momentos más difíciles y a quienes le debo muchísimo, en especial en mi carrera, Vero y Lali... *GRACIAS TOTALES*.

Este trabajo fue realizado con una beca del FONCyT y es una contribución a los proyectos de investigación PICT Nro. 26219 de la Agencia Nacional Promoción Científica y Tecnológica, PIP 1054 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y N747 de la Universidad Nacional de La Plata, dirigidos por el Dr. Vizcaíno. El viaje a EE.UU. fue parcialmente financiado por la “John H. Ostrom Research Fund”.

INDICE GENERAL

INDICE GENERAL	VI
RESUMEN	X
ABSTRACT	XIV
Índice de figuras en el texto	XVIII
Índice de tablas en el texto	XXIII
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1.INTRODUCCIÓN GENERAL	1
I.2.OBJETIVOS	4
I.3.ANTECEDENTES	5
<i>I.3.1. Marco geológico y temporal</i>	5
Geología.....	5
Edad de la Formación Santa Cruz en la Costa Atlántica.....	8
<i>I.3.2.Fauna</i>	9
Notoungulata	9
Toxodontia	10
Typotheria	12
Litopterna	13
Macraucheniidae	15
Proterotheriidae	17
Astrapotheria	18
Astrapotheriidae	19
<i>I.3.3. Filogenia y Taxonomía</i>	20
<i>I.3.4. Paleobiología y paleoecología</i>	26
I.4. PALEOBIOLOGÍA: MARCO TEÓRICO Y DEFINICIONES	29
<i>I.4.1. Forma y Función</i>	30
<i>I.4.2. Ecomorfología</i>	32
II. MATERIALES	35
II.1. ACRÓNIMOS.....	35
II.2. MATERIALES	35
<i>II.2.1. Especímenes actuales</i>	35
<i>II.2.2.Especímenes fósiles</i>	36
III. MÉTODOS	56
III.1. DESCRIPCIONES.....	56
<i>III.1.1. Morfología cráneo-mandibular de los Ungulados</i>	56
III. 2. CUANTIFICACIÓN DE LA FORMA	60
<i>III.2.1. Morfometría clásica</i>	60

III.2.2. Morfometría Geométrica.....	63
III. 3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL.....	66
III.3.1. Estimación del tamaño corporal a partir de medidas lineales.....	67
III.3.2. Estimación del tamaño corporal a partir del tamaño de centroide	69
III. 4. ALOMETRÍA ONTOGENÉTICA.....	72
III.5. ECOMORFOLOGÍA.....	74
III.5.1. Ecomorfología utilizando técnicas de aprendizaje computacional.....	75
III.5.2. Ecomorfología utilizando morfometría geométrica	81
III.6. MECÁNICA MANDIBULAR.....	84
III.7. AREA OCLUSAL DENTARIA.....	92
IV. DESCRIPCIONES: MORFOLOGÍA CRÁNEO-MANDIBULAR DE LOS UNGULADOS SANTACRUCENSES	95
IV.1. NOTOUNGULATA.....	95
<i>Toxodontia, Toxodontidae</i>	95
IV.1.1. <i>Adinotherium</i> (Lamina IV.1)	95
IV.1.2. <i>Nesodon</i> (Lámina IV.2)	101
<i>Typotheria</i>	106
<i>Interatheriidae</i>	106
IV.1.3. <i>Interatherium</i> (Lámina IV. 3).....	106
IV.1.4. <i>Protypotherium</i> (Lámina IV.4).....	111
<i>Hegetotheriidae</i>	116
IV.1.5. <i>Hegetotherium</i> (Lámina IV.5).....	116
IV.1.6. <i>Pachyrhinos</i> (Lámina IV.6)	121
IV.2. LITOPTERNA.....	125
<i>Macraucheniiidae</i>	125
IV.2.1. <i>Theosodon</i> (Lámina IV.7)	125
<i>Protheriidae</i>	129
IV.2.2. <i>Anisolophus</i> (Lámina IV.8)	129
IV.2.3. <i>Diadiaphorus</i> (Lámina IV.9).....	132
IV.2. 5. <i>Tetramerorhinus</i> (Lámina IV.10)	136
IV.2.6. <i>Thoatherium</i> (Lámina IV.11)	141
IV.3. ASTRAPOTHERIA.....	145
IV.1.1. <i>Astrapotherium</i> (Lámina IV.12).....	145
V. RESULTADOS	150
V.I. ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL	150
Medidas lineales	150
Tamaño del centroide	151
V.2. ALOMETRÍA ONTOGENÉTICA	157

V.3. ECOMORFOLOGÍA.....	164
<i>V.3.1. Ecomorfología utilizando Técnicas de aprendizaje computacional</i>	164
Inferencias sobre preferencias de hábitat.....	164
Inferencias sobre comportamiento alimentario.....	166
<i>V.3.2. Ecomorfología utilizando morfometría geométrica</i>	175
Cráneo	175
Mandíbula	184
V.4. MECÁNICA MANDIBULAR.....	196
V.5. ÁREA OCLUSAL DENTARIA	200
VI. DISCUSIÓN.....	207
VI.1. ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL	207
VI.2. ALOMETRÍA ONTOGENÉTICA	212
VI.3. ECOMORFOLOGÍA.....	216
<i>VI.3.1. Ecomorfología utilizando Técnicas de aprendizaje computacional</i>	216
Ungulados de ambientes abiertos	219
Ungulados de ambientes cerrados	221
<i>VI.3.2. Ecomorfología utilizando Morfometría geométrica</i>	223
VI.4. MECÁNICA MANDIBULAR	227
VI.5. ÁREA OCLUSAL DENTARIA	231
VI.6. DISCUSIÓN GENERAL	234
VII. CONCLUSIONES	248
VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	252
APÉNDICES.....	271
Apéndice I – Mamíferos actuales: muestra de referencia.	272
Apéndice II – Mamíferos actuales: OSA y Masa corporal	283
Apéndice III – Terminología NAV – Schaller (2007)	286
Apéndice IV – Código en R para reflejar Vistas de A. Haber	288
Apéndice V – Código en R para unificar Vistas de A. Haber.....	289
Apéndice VI – Código en R para corregir ángulo.....	290
Apéndice VII – Masas corporales medidas lineales.....	291
Apéndice VIII – Masas corporales ecuaciones del Tamaño del Centroide.....	298
Apéndice IX – Brazos de palanca de entrada y salida	301
Apéndice X – Relacion entre los Brazos de palanca de entrada y salida	303
Apéndice XI – Ungulados Santacrucenses (OSA)	305
LÁMINAS.....	308
Lámina IV.1. <i>Adinotherium</i>. Vistas de cráneo (YPM-PU 15382): A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales (AMNH 9532). Vistas de mandíbula (YPM-PU 15003): E. lateral; F. oclusal. Escala 5 centímetros.	309

Lámina IV.2. <i>Nesodon</i> YPM-PU 15256. Vistas de cráneo: A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: E. lateral; F. oclusal. Escala 10 centímetros.	310
Lámina IV.3. <i>Interatherium</i> MPM-PV 34712. Vistas de cráneo: A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: E. lateral; F. oclusal. Escala 2,5 centímetros.	311
Lámina IV.4. <i>Protypotherium</i> AMNH 9565. Vistas de cráneo: A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: E. lateral; F. oclusal. Escala 2,5 centímetros.	312
Lámina IV.5. <i>Hegetotherium</i> . Vistas de cráneo (YPM-PU 15542): A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula (YPM-PU 15298): E. lateral; F. oclusal. Escala 2,5 centímetros.	313
Lámina IV.6. <i>Pachyrukhos</i> . Vistas de cráneo (YPM-PU 15743): A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vista de mandíbula (AMNH 9219): E. lateral. Escala 2,5 centímetros.	314
Lámina IV.7. <i>Anisolophus</i> . Vistas de cráneo (YPM-PU 15368): A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula (YPM-PU 15996): E. lateral. F. oclusal Escala 5 centímetros.	315
Lámina IV.8. <i>Diadiaphorus</i> . Vistas de cráneo (AMNH 9270): A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales (MACN-A 9200-9208). Vistas de mandíbula: E. lateral (MPM-PV 3397). F. oclusal (AMNH 9196). Escala 5 centímetros.	316
Lámina IV.9. <i>Tetramerorhinus</i> . Vistas de cráneo (MPM-PV 3493): A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales (MACN-A 8970-98). Vistas de mandíbula: E. latera; F. oclusal. Escala 5 centímetros.	317
Lámina IV.10. <i>Thoatherium</i> . Vistas de cráneo): A. lateral (AMNH 9245); B. palatal y C. dorsal (YPM-PU 15721); D. Detalle superficie oclusal dientes yugales (MPM-PV 3492). Vistas de mandíbula: E. lateral (YPM-PU 15714). F. oclusal (YPM-PU 125714). Escala 5 centímetros.	318
Lámina IV.11. <i>Theosodon</i> . Vistas de cráneo (MACN-A 9264-88) A. lateral; B. palatal y C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales (AMNH 9230). Vistas de mandíbula (MACN-A 9264-88): E. lateral; F. oclusal. Escala 10 centímetros.	319
Lámina IV.12. <i>Astrapotherium</i> AMNH 9278. Vistas de cráneo: A. lateral; B. palatal; C. dorsal; D. Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: E. lateral; F. oclusal. Escala 10 centímetros.	320

RESUMEN

Los ungulados nativos sudamericanos comprenden varios linajes actualmente extintos que evolucionaron dentro del contexto geográfico dado por el aislamiento del continente sudamericano durante buena parte el Cenozoico. Este grupo, integrante del “Primer estrato faunístico” de Simpson, está compuesto por algunas familias endémicas del orden Condylarthra, los órdenes Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria, y Xenungulata. En los afloramientos de Edad Santacrucense (Mioceno temprano-medio) de la Formación Santa Cruz a lo largo de la costa atlántica, entre los ríos Coyle y Gallegos (Provincia de Santa Cruz, Argentina), se encuentran representantes de los órdenes Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria. Los Notoungulata constituyen el clado más diverso y abundante de ungulados nativos sudamericanos, tanto en su composición taxonómica como en su morfología. En la Formación Santa Cruz los notoungulados están representados sólo por Toxodontia (*Adinotherium* Ameghino y *Nesodon* Owen) y Typotheria (*Interatherium* Ameghino, *Prottypotherium* Ameghino, *Hegetotherium* Ameghino y *Pachyrhinos* Ameghino). El segundo grupo de ungulados nativos de América del Sur con mayor diversidad lo constituyen los Litopterna. Las familias mejor representadas en la Formación Santa Cruz son Macraucheniiidae (*Theosodon* Ameghino) y Proterotheriidae (*Anisolophus* Burmeister, *Tetramerorhinus* Ameghino, *Diadiaphorus* Ameghino y *Thoatherium* Ameghino). El tercer grupo, Astrapotheria, es un orden de ungulados nativos sudamericanos muy peculiar y está representado en la Formación Santa Cruz por una sola familia, Astrapotheriidae (*Astrapotherium* Burmeister)

Dada la singularidad y calidad del registro de mamíferos de la Formación Santa Cruz, resulta llamativa la escasez de hipótesis paleobiológicas editas basadas en análisis profundos de la morfología, ya sean funcionales, de biomecánica o ecomorfológicas. Hasta el momento las pocas reconstrucciones paleoecológicas de la Formación Santa Cruz se han realizado sobre la base de la composición de mamíferos, de cenogramas y estimadores de productividad primaria y secundaria. En general estos estudios sugieren que la fauna de mamíferos santacrucenses no seguía los modelos ecológicos que se describen para faunas actuales. Algunos autores resaltan un desequilibrio entre los gremios de carnívoros y herbívoros.

El objetivo general de esta tesis es contrastar la siguiente hipótesis de trabajo “La coexistencia de numerosos ungulados de distintos linajes, implica una acusada partición del uso de la vegetación como recurso alimentario, que se puede establecer a partir de la

interpretación de la morfología cráneo-dentaria”. El tamaño corporal, la dieta y el tipo de locomoción son tres parámetros básicos para la caracterización biológica de los animales, especialmente en contextos paleoecológicos. Para cumplir con el objetivo propuesto se estudió el aparato masticatorio en el marco teórico de la morfología funcional y la ecomorfología. Los métodos utilizados se apoyan en el supuesto que existe una estrecha relación entre la forma del esqueleto y las funciones que éste desempeña.

Para cumplir con el objetivo propuesto se desarrollaron las siguientes tareas:

a) Obtención de estimaciones de masa corporal mediante ecuaciones previamente publicadas y generación de nuevas ecuaciones basadas en el tamaño del centroide, una medida del tamaño derivada de la morfometría geométrica.

b) Evaluación de la alometría de crecimiento dentro del clado de los nesodontinos comparando las trayectorias ontogenéticas, detectando posibles patrones de variación de *forma* asociados a la historia de vida.

c) Generación de hipótesis sobre preferencia de hábitat y tipos de dieta estudiando la relación entre los rasgos craneanos con los atributos ecológicos a partir de la morfometría clásica y la morfometría geométrica.

d) Revaluación de estas hipótesis mediante el análisis de la mecánica mandibular calculando los brazos de entrada y salida en el sistema mecánico conformado por la mandíbula. Para ello se realizó la descripción cualitativa y cuantitativa de la *forma* enfatizando aquellos rasgos relacionados a los sitios de origen e inserción de los principales músculos masticatorios. Se extendió tridimensionalmente un modelo geométrico bidimensional que permite estimar la fuerza relativa desarrollada por cada músculo, la relación entre fuerza y velocidad de la mordida y comparar los resultados entre las distintas especies.

e) Generación de hipótesis de fisiología digestiva a partir de la evaluación de la relación entre el área de la superficie oclusal dentaria y la masa corporal.

f) Generalización de hipótesis paleoecológicas a partir de las reconstrucciones paleobiológicas.

Los análisis permitieron contextualizar, en un marco ecomorfológico y morfofuncional, las hipótesis previas sobre los hábitos tróficos de los ungulados santacrucenses y aportaron información novedosa sobre aspectos fisiológicos.

Las conclusiones más relevantes de estos análisis son las siguientes.

1) los ungulados santacrucenses se agrupan en tres categorías de tamaños corporales (i) *ungulados pequeños*, de entre 1 y 10 kg, integrada exclusivamente por los Typotheria; (ii)

ungulados medianos, de entre 10 y 100 kg, integrada por los Proterotheriidae (Litopterna), *Adinotherium* (Toxodontia) y las especies más gráciles de *Theosodon* (Litopterna); (iii) *ungulados de gran porte*, de entre 100 y 1000 kg, integrada por *Nesodon* (Toxodontia) y *Astrapotherium* (Astrapotheria) y las especies más grandes de *Theosodon* (Litopterna).

2) Las tendencias alométricas generales de los nesodontinos son en su mayoría conservadoras dada la similitud de las trayectorias ontogenéticas seguidas por ambos grupos hermanos. Para dichas variables las diferencias de tamaño están acompañadas por conservación de la forma, indicando que la trayectoria de *Nesodon* representa una extensión de la trayectoria de *Adinotherium*. La falta de alometría negativa en las trayectorias de los componentes relacionados a las cápsulas sensoriales sugiere un sistema sensorial basado en los sentidos del olfato, vibrisas táctiles y visual muy desarrollado.

3) La morfometría geométrica resultó una herramienta muy útil para detectar la proporción de la variación de forma debida a la deformación por carga litostática en la muestra seleccionada para los estudios. Esta deformación fue muy baja (3%), de modo que no produjo *artefactos* en los análisis ecomorfológicos utilizados.

4) La aproximación morfométrica clásica, analizada mediante herramientas de aprendizaje computacional, permitió formular hipótesis de selección de tipos de hábitat, en un primer paso, y luego, del comportamiento alimentario. Los notoungulados serían formas pastadoras que habitaban y/o forrajaban en ambientes abiertos. Entre los Litopterna, todos los proterotéridos (*Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Thoatherium* y *Diadiaphorus*) fueron caracterizados como habitantes de ambientes cerrados y de hábitos ramoneadores. Los macrauquénidos del género *Theosodon* habitarían en ambientes mixtos a cerrados manteniendo una dieta intermedia. Para el caso de *Astrapotherium*, si bien los análisis no son concluyentes debido a su peculiar morfología, se sugieren hábitos más generalizados con preferencia por ambientes más cerrados y una dieta intermedia.

5) Los análisis morfogeométricos de la mandíbula brindan soporte a las caracterizaciones tróficas realizadas por las técnicas de aprendizaje computacional para todos los ungulados santacrucenses con la excepción de *Pachyrukhos*, el cual podría habitar en ambientes más cerrados, y de *Theosodon*, el que podría habitar en ambientes mixtos.

6) La extensión del modelo geométrico para el estudio de la mecánica mandibular al plano tridimensional demostró ser útil ya que las conclusiones extraídas de la muestra de prueba (que incluyó a mamíferos herbívoros, carnívoros y omnívoros) fueron congruentes con la mecánica masticatoria de dichos grupos.

7) El análisis biomecánico destacó que los notoungulados, caracterizados como formas pastadoras, poseen en general una mayor ventaja mecánica para la fuerza de mordida que los Litopterna, los cuales han sido caracterizados como ramoneadores.

8) La relación entre la superficie oclusal dentaria y la masa corporal indicó que los Litopterna, y en especial los proterotéridos, realizaban un tratamiento intensivo del alimento en la cavidad oral en lugar de recurrir a una especialización hacia una fisiología digestiva. Por su parte, los notoungulados, que poseen una menor disponibilidad de superficie triturante por unidad de masa, tendrían una capacidad digestiva superior a los Litopterna

9) El rango de preferencia de ambientes y dietario de ungulados de la Formación Santa Cruz abarca desde taxones pastadores de ambientes abiertos (Typotheria) hasta ramoneadores de ambientes cerrados (Protheriidae), junto a formas más generalizadas de dietas intermedias como *Nesodon*, *Theosodon* y *Astrapotherium*. Los análisis ecomorfológico y morfofuncional no evidenciaron taxones a los que se le pudieran atribuir dietas omnívoras o frugívoras. Estos rangos de ambientes resultan congruentes con otras fuentes de evidencia disponible de la Formación Santa Cruz que indican la existencia tanto de bosques en condiciones cálidas y húmedas como de ambientes abiertos en condiciones relativamente áridas.

10) La partición del nicho herbívoro está basada en el uso diferencial de ambientes (abiertos, mixtos y cerrados) y en la diferenciación de la dieta reflejada principalmente en tres atributos biológicos: (1) tamaño corporal, (2) *forma* y función de los rasgos cráneo-dentarios y (3) requerimientos energéticos.

Finalmente, cabe destacar la importancia de utilizar análisis alternativos (biomecánica, morfometría clásica, morfometría geométrica y ecomorfología) para una mejor comprensión de la paleobiología de formas pertenecientes a linajes sin representantes actuales. El esclarecimiento de las relaciones filogenéticas en estos grupos ayudará a contextualizar las hipótesis planteadas desde la perspectiva morfofuncional en un marco evolutivo. Por otro lado, para contrastar las conclusiones expuestas, son necesarios aportes de evidencias indirectas de la morfología (*e.g.*, isotópica, bioquímica, palinológicos etc.) para lograr una reconstrucción más completa del comportamiento alimenticio de los ungulados santacruceses.

ABSTRACT

The native South American ungulates include several extinct taxa that evolved in the geographical context of a South American continent that was isolated throughout most of the Cenozoic. They are part of Simpson's first *faunal stratum* and include endemic families of Condylarthra, as well as the orders Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria, and Xenungulata. The Santacrucian Age sediments of the Santa Cruz Formation, outcropping between the Gallegos and Coyle Inlet along the Atlantic coast of Santa Cruz Province (Argentina), preserve representatives of Notoungulata, Litopterna and Astrapotheria. Notoungulates comprise the most abundant and diverse clade of endemic South American ungulates, both taxonomically and morphologically, but are represented in the Santa Cruz Formation only by Toxodontia (*Adinotherium* Ameghino and *Nesodon* Owen) and Typotheria (*Interatherium* Ameghino, *Protypotherium* Ameghino, *Hegetotherium* Ameghino and *Pachyrhinos* Ameghino). Litopterns, the second most diverse group of native South American ungulates, are represented by Macraucheniiidae (*Theosodon* Ameghino) and Protherotheriidae (*Anisolophus* Burmeister, *Tetramerorhinus* Ameghino, *Diadiaphorus* Ameghino y *Thoatherium* Ameghino) in the Santa Cruz Formation. Astrapotheria constitutes a bizarre order represented by a single family Astrapotheriidae (*Astrapotherium* Burmeister) in the Santa Cruz Formation. Given the singularity and quality of fossil mammals recovered from the Santa Cruz Formation, the dearth of published paleobiological hypotheses based on extensive morphologic, functional, biomechanical or ecomorphological analyses is surprising. Up to now, few paleoecological reconstructions of the santacrucian fauna have been made based on the taxonomic composition of mammals, cenograms, and preliminary estimates of primary and secondary productivity. In general, these studies suggest that the Santacrucian mammals do not fit the ecological models that describe present faunas. Some authors have postulated an imbalance between the carnivorous and herbivorous guilds.

The main goal of this Thesis was to test the following working hypothesis "The coexistence of many ungulates from different lineages implies marked vegetation resource partitioning that can be deduced from the interpretation of cranio-dental morphology". Body size, diet and locomotory habits are three basic parameters for the biological characterization of animals, especially in paleoecological contexts. To achieve the proposed objective, the masticatory system was studied in the theoretical framework of functional morphology and ecomorphology. The methods used are based on the assumption that there is a close

relationship between the form of skeletal components and the functions these components perform.

To achieve the proposed objective the following tasks were performed:

a) Body mass estimates were obtained using previously published equations, and new equations based on centroid size (a measure of size derived from the geometric morphometry).

b) Allometry of growth was evaluated within the nesodontines clade (Toxodontia) and their ontogenetic trajectories compared, identifying possible patterns of shape variation associated with life history.

c) Hypotheses on habitat preference and diet types were generated, based on the relationship between cranial traits with environmental attributes from the classical morphometric and geometric morphometry.

d) These hypotheses were reevaluated through a biomechanical approach to mandibular mechanics, estimating the input and output arms of the mechanical system formed by the mandible. Qualitative and quantitative morphological descriptions were made emphasizing features related to the origin and insertion sites of the major masticatory muscles. An extrapolation from a two-dimensional to a three-dimensional geometric model were performed to evaluate the relative strength developed by each muscle, the relationship between strength and velocity of the bite, and to compare results between different species.

e) Hypothesis on digestive physiology were formulated through the analysis of the relationship between the occlusal surface area of the cheek-teeth and body mass.

f) A paleoecological generalization was made based on the paleobiological reconstructions.

The analysis placed previous assumptions on the feeding habits of Santacrucian ungulates in a morphofunctional and ecomorphological context and provided new information on physiological aspects of digestive capabilities.

The main conclusions of these analyses are summarized as follow:

1) Santacrucian ungulates are grouped into three categories of body size (i) *small sized ungulates*, between 1 and 10 kg, including only members of Typotheria; (ii) *medium-sized ungulates*, between 10 and 100 kg, including Proterotheriidae and the more gracile species of Thesodon (Litopterna) and Adinotherium (Toxodontia); and (iii) large-sized ungulates, between 100 and 1000 kg, including *Nesodon* (Toxodontia), *Astrapotherium* (Astrapotheria), and the larger species of *Theosodon* (Litopterna).

2) The general allometric trends of nesodontines are mostly conservative, given the similarity of the ontogenetic trajectories followed by the two sister groups. For these variables, differences in size are accompanied by conservation of *shape*, indicating that the trajectory of *Nesodon* represents an extension of those of *Adinotherium*. The lack of negative allometry in the trends of the components of sensory capsules suggests a well-developed sensory system based on the senses of smell and vision, and tactile vibrissae.

3) Geometric morphometrics proved useful in identifying the proportion of the variation in *shape* due to tectonic deformation in the sample selected for the studies. This strain is very low (3%), and thus did not produce *artifacts* in the ecomorphological analysis.

4) The classic morphometrics approach, analyzed by computer learning tools, initially permitted the formulation of hypotheses of habitat type preferences, and subsequently on feeding behaviour. The notoungulates (*Adinotherium*, *Nesodon*, *Interatherium*, *Protypotherium*, *Hegetotherium* and *Pachyrukhos*) were classified as inhabiting open environments and grazing habits. Among Litopterna, proterotheriids (*Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Thoatherium*, and *Diadiaphorus*) were characterized as closed-habitat inhabitants with browsing habits. The macraucheniid *Theosodon* dwelled in mixed habitats and was characterized as a mixed feeder. Although the results for *Astrapotherium* are not conclusive due to its peculiar morphology, it is postulated as having been a mixed feeder preferring closed habitats

5) The results of the morphogeometric analysis of the mandible are in agreement with those of the computational learning techniques for all Santacrucian ungulates, except for *Pachyrukhos*, might have lived in more closed habitats, and *Theosodon*, which might have lived in mixed habitats.

6) The three dimension geometric model proved useful for the study of mechanics of the mandible. The conclusions drawn from the test sample (which included mammalian herbivores, carnivores and omnivores) are consistent with the mechanics of mastication of the test groups.

7) The biomechanical analysis suggests that notoungulates, characterized as grazers, generally have greater mechanical advantage for bite force than litopterns, which are characterized as browsers.

8) The relationship between dental occlusal surface and body mass indicate that litopterns, especially proterotheriids, carried out extensive intraoral food processing rather having relied on a specialized digestive physiology. Conversely, notoungulates, which have

lower occlusal surface per unit mass, would have had a better digestive capacity than litopterns.

9) The range of environments and dietary preferences of the Santacrucian ungulates include grazing taxa of open habitat (Typotheria) to browsing taxa of closed habitats (Protherotheriidae), together with more generalized mixed-feeding forms such as *Nesodon*, *Astrapotherium* and *Theosodon*. Ecomorphological and morphofunctional analyses do not reveal strict omnivorous or frugivorous taxa. The range of environmental conditions is consistent with other evidence available from the Santa Cruz Formation that indicate the existence of forest with warm, wet conditions, as well as open habitats with relatively dry conditions.

10) The niche partitioning by herbivores ungulates is based on the differential use of habitats (open, mixed and closed) and the differentiation of feeding behavior, and is mainly reflected by three biological attributes: (1) body size, (2) *shape* and *function* of cranio-dental features, and (3) energy requirements.

The results of this study emphasize the importance of incorporating alternative analyses (classical morphometry, geometric morphometrics, ecomorphology and biomechanics) to produce a better understanding of the paleobiology of forms belonging to lineages which do not have living representatives. The elucidation of the phylogenetic relationships among these groups would provide an evolutionary framework for these morphofunctional hypotheses. Finally, further indirect evidence (such as from isotope, biochemical, and palinological analyses, among others) is needed to achieve a more complete reconstruction of feeding behavior in santacrucian ungulates.

ÍNDICE DE FIGURAS EN EL TEXTO

Figura I.1. Ubicación geográfica de las localidades costeras de la Formación Santa Cruz en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Modificado de Kay et al. (2008) y Noriega et al.(Enviado).....	2
Figura I.2. Columna estratigráfica de la Formación Santa Cruz. Modificado de Vizcaíno et al. (2010).....	6
Figura I.3. Vistas panorámicas de los afloramientos de la Formación Santa Cruz durante la marea baja en las localidades estudiadas, en ambos casos, vista desde el Norte. A. Campo Barranca. B. Puesto Estancia La Costa.....	7
Figura I.4. Cráneo y mandíbula de <i>Toxodontia santacruces</i> recolectados por Vizcaíno y su grupo en las campañas de 2006-2009. A. <i>Nesodon</i> MPM-PV 3659; B. <i>Adinotherium</i> MPM-PV 3532 (cráneo) y 3666 (mandíbula). C. <i>Homalodotherium</i> MPM-PV 3706	11
Figura I.5. Typotheria Santacruces. A. <i>Interatherium</i> MPM-PV 3471; B. <i>Protypotherium</i> AMNH 9868; C. <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 3526 (cráneo) YPU-PU 15298 (mandíbula); y D. <i>Pachyrhinos</i> AMNH 9219. Escala 10 centímetros.....	12
Figura I.6. Diferencias entre los cráneos <i>Macaruchiidae</i> A. <i>Theosodon</i> B. <i>Scalabrinotherium</i> C. <i>Macrauchenia</i> . Modificado de Scott (1913). Tamaños relativos ajustados a una misma longitud de la serie dentaria. n huesos nasales.	14
Figura I.7. Vista lateral del cráneo y mandíbula de <i>Theosodon lydekkeri</i> (MACN-A 9284-88).	15
Figura I.8. Ungulados actuales con retracción de los nasales. A. Alce (<i>Alces alces</i>) AMNH 173563, B. Dik-dik (<i>Madoqua kirkii</i>) AMNH 114290, C. Antílope Saiga (<i>Saiga tatarica</i>) AMNH 119649, D. Tapir (<i>Tapirus terrestris</i>) MACN 50.559, E. tragúlido con premolares caniniformes, Antílope amezclero enano de agua (<i>Hyemoschus aquaticus</i>) AMNH 146844.	16
Figura I.9. Cráneo y mandíbula de los proterotéridos santacruces. A. <i>Anisolophus</i> YPM-PU15368 (cráneo) YPM-PU 15996 (mandíbula), B. <i>Tetramerorhinus</i> MPM-PV 3493 (cráneo) YPM-PU 15436 (mandíbula), C. <i>Diadiaphorus</i> MPM-PV 3397, D. <i>Thoatherium</i> YPM-PU 15240 (cráneo) YPM-PU 15719 (mandíbula)	17
Figura I.10. Cráneo y mandíbula de <i>Astrapotherium magnum</i> (AMNH 9278). Escala 10 centímetros.	20
Figura I.11. Hipótesis de relaciones filogenéticas de los ungulados sudamericanos. A. simplificado de Gelfo et al. (2008). B. simplificado de Billet (2010). C. según Cifelli (1993).	21

Figura I.12. Modificado y simplificado de De Muizon y Cifelli (2000). El clado Litopterna resaltado en negrita.	22
Figura I.13. Modificado de Kramarz y Bond (2009). El género santacruceño <i>Astrapotherium</i> resaltado en negrita.....	22
Figura I.14. Modificado de Horovitz (2004). Clados supraordinales monofiléticos soportados por estudios moleculares que no se recuperan están marcados con X. Clados monofiléticos soportados por estudios morfológicos subrayados.	23
Figura I.15. Tres estadios ontogenéticos de <i>Adinotherium ovinum</i> y <i>Nesodon imbricatus</i>	34
Figura III.1. Nomenclatura Anatómica Veterinaria (Schaller 2007) sobre <i>Adinotherium ovinum</i> mostrando los accidentes óseos craneanos utilizados en las descripciones.....	57
Figura III.2. Nomenclatura Anatómica Veterinaria (Schaller 2007) sobre <i>Adinotherium ovinum</i> mostrando los accidentes óseos de la mandíbula utilizados en las descripciones.....	58
Figura III.3. Nomenclatura de las orientaciones de los dientes A. arcada superior; B. Vista lingual; C. vista oclusal. D. orientaciones del cráneo basados en <i>Adinotherium ovinum</i>	59
Figura III.4. Medidas utilizadas en las estimaciones de masa univariadas (UM), multivariadas (MM) y para la inferencia mediante técnicas de aprendizaje computacional (TAC).....	61
Figura III.5. Medidas craneanas sobre <i>Adinotherium ovinum</i> utilizadas en la sección de alometría ontogenética.....	62
Figura III.6. Landmarks craneanos (A y B) y mandibulares (C) utilizados en los análisis ecomorfológicos. Ver Tabla III.2 y III.3. para la descripción de los mismos.....	64
Figura III.7. Categorías de Hábitat: abierto, ejemplificado por sabana de Namibia, mixto, colinas de Namibia, cerrado, selva valdiviana. Representantes de las categorías de dieta: A. zebras <i>Equus quagga</i> , B. takin <i>Budorcas taxicolor</i> , C. rinoceronte negro <i>Ceratotherium simum</i> , D. Antilope de agua <i>Kobus ellipsiphrinus</i> , E. kudu pequeño <i>Tragelaphus imberbis</i> , F. madocua de Ghünter <i>Madoqua guentheri</i> , G. pecarí de collar <i>Pecari tajacu</i> , H. corzuela colorada <i>Mazama americana</i> , I. huemul <i>Hippocamelus bisulcus</i> , J. pudú del sur <i>Pudu puda</i>	80
Figura III.8. Sistema de palanca de tercer orden ejemplificado en la mandíbula de <i>Diadiaphorus</i>	85
Figura III.9. Sistema de palanca de tercer orden ejemplificado el cierre de la mandíbula durante la contracción del <i>m. masseter</i> en <i>Diadiaphorus</i>	85
Figura III.10. Cráneo y mandíbula de <i>Adinotherium</i> articulados. Se ejemplifica los pasos primero, intermedio y último para calcular los brazos de palanca del <i>m. masseter</i>	90

Figura III.11. Ejemplos de las áreas de las superficies oclusales (OSA) dentarias superiores en A. MACN A-9137 <i>Diadiaphorus majusculus</i> y B. YPM-PU 15724 <i>Thoatherium minusculum</i> . Escala 100 mm.....	93
Figura IV.1. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Adinotherium</i>	100
Figura IV.2. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Nesodon</i>	105
Figura IV.3. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Interatherium</i>	111
Figura IV.4. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Protypotherium</i>	116
Figura IV.5. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Hegetotherium</i>	121
Figura IV.6. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Pachyrhinos</i>	125
Figura IV.7. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Theosodon</i>	129
Figura IV.8. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Diadiaphorus</i>	136
Figura IV.9. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Tetramerorhinus</i>	141
Figura IV.10. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Thoatherium</i>	145
Figura IV.11. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de <i>Astrapotherium</i>	149
Figura V.1. Regresiones del tamaño de centroide y dispersión de los puntos de A. ecuación Cr.4 y B. ecuación Md.4.....	154
Figura V.2. Gráficas cartesianas doble logarítmicas de cada una de las variables evaluadas sobre el eje y contra el largo total del cráneo en el eje x.....	163
Figura V.3. Distribución de 119 ungulados actuales y los ungulados santacrucenses en el morfoespacio definido por el índice de hipsodoncia (IH) y el largo relativo de la mandíbula (JAW)	165
Figura V.4. Árbol de clasificación que permite asociar el ancho relativo del hocico (MZW) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC) con la discriminación de los ungulados que se alimentan principalmente de pastos.	167

Figura V.5. Distribución de los 88 ungulados actuales (círculos) habitantes de ambientes abiertos y mixtos y 24 notoungulados (símbolos con un punto) en el morfoespacio definido por el ancho relativo del hocico (MZW) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC)	169
Figura V.6. Distribución de los 88 ungulados actuales (círculos) habitantes de ambientes abiertos y mixtos y 24 notoungulados (símbolos con un punto) en el morfoespacio definido por el largo del proceso paraoccipital (SE) y la profundidad del ángulo mandibular (JMB)	170
Figura V.7. Distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 18 ungulados santacrucenses (astrapoterios y Litopterna), en el morfoespacio definido por la longitud relativa de los premolares (LPRL) y el largo relativo posterior de la mandíbula (JMA)	172
Figura V.8. Distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 17 ungulados santacrucenses (astrapoterios y Litopterna), en el morfoespacio definido por la profundidad del ángulo mandibular (JMB) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC)	173
Figura V.9. Distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 8 ungulados santacrucenses (astrapoterios y Litopterna), en el morfoespacio definido por la profundidad del ángulo mandibular (JMB) y el ancho del hocico (MZW).....	174
Figura V.10. Análisis de Componentes Principales para todo el conjunto (actuales + fósiles)	177
Figura V.11. Análisis de Componentes Principales de cráneo. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses.....	180
Figura V.12. Análisis de Componentes Principales de cráneo. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses.	181
Figura V.13. Grilla de deformación del componente principal 7 (3%) x2 para exagerar la variación de forma debido a deformación por carga litostática.	182
Figura V.14. Regresión del logaritmo del tamaño del centroide contra el componente principal 1.	183
Figura V.15. Análisis de Componentes Principales de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles).	186
Figura V.16. Grillas de deformación en el morfoespacio del CP1 y CP2 del ACP de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles).....	187
Figura V.17. Grillas de deformación en el morfoespacio definido por CP1 y CP2 del ACP de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles).....	188
Figura V.18. Regresión del índice de Hipsodoncia (IH) contra el componente principal 2..	190

Figura V.19. Análisis de Componentes Principales de Mandíbula. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses.	193
Figura V.20. Grillas de deformación en el morfoespacio definido por CP1 y CP2 del ACP de mandíbula para los ungulados santacrucenses.	194
Figura V.21. Análisis de Componentes Principales de Mandíbula. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. Morfoespacio definido por CP3 y CP4.	195
Figura V.22. Relación entre el logaritmo de OSA versus el logaritmo de la masa corporal.	203
Figura V.23. Análisis gráficos de los residuos de las regresiones para mamíferos actuales.	205
Figura V.24. Análisis gráficos de los residuos de las regresiones para ungulados santacrucenses.	206
Figura VI.1. Representación en escala logarítmica de la masa corporal de los ungulados santacrucenses.	208
Figura VI.2. Vista anterior del rostro de <i>Adinotherium</i> (YPM-PU 15003), roto por delante de las órbitas mostrando como las raíces de los molares se aproximan sobre la línea media.	213
Figura VI.3. Grillas de deformación sobre el CP1 y CP2 considerando solo ungulados santacrucenses.	225
Figura VI.4. Grilla de deformación de CP1 de mandíbula incluyendo a toda la muestra (actuales + fósiles).	226

ÍNDICE DE TABLAS EN EL TEXTO

Tabla III.1. Listado de medidas craneanas y mandibulares utilizadas.....	61
Tabla III.2. Landmarks craneanos utilizados en esta tesis.....	65
Tabla III.3. Landmarks mandibulares utilizados en esta tesis.....	65
Tabla III.4. Ecuaciones seleccionadas de Janis (1990a) para todos los ungulados.....	68
Tabla III.5. Ecuaciones seleccionadas de Mendoza et al. (2006) construidas a partir de 138 especies de ungulados actuales.....	69
Tabla III.6. Listado de especímenes santacrucenses utilizados en los análisis ecomorfología utilizando técnicas de aprendizaje computacional.....	64
Tabla III.7. Listado de especímenes santacrucenses utilizados en los análisis de ecomorfología mediante morfometría geométrica.....	82
Tabla III.8. Listado de especímenes de ungulados santacrucenses utilizados en mecánica mandibular.....	91
Tabla III.9. Listado de especímenes de mamíferos vivientes utilizados como muestra testigo y marco de referencia.....	91
Tabla V.1. Promedio de las estimaciones de masa corporal por especie.....	150
Tabla V.2. Resumen de estadísticos descriptivos para las regresiones simples obtenidas al utilizar los logaritmos decimales del tamaño del centroide de landmarks 3D (36 craneanos y 14 mandibulares) como variable independiente y la masa corporal como variable dependiente.	152
Tabla V.3. Datos excluidos de las regresiones indicadas.....	153
Tabla V.4. Media de las estimaciones de masa corporal obtenidas por las ecuaciones basadas en el tamaño de centroide.....	156
Tabla V.5. Material de <i>Adinotherium</i> analizado identificado por edad y estado de desgaste dentario.	158
Tabla V.6. Material de <i>Nesodon</i> analizado identificado por edad y estado de desgaste dentario.....	159
Tabla V.7. Resultados de la regresión para <i>Adinotherium ovinum</i>	160
Tabla V.8. Resultados de la regresión para <i>Nesodon imbricatus</i>	161
Tabla V.9. Pruebas de igualdad entre pendientes y entre ordenadas al origen.....	162
Tabla V.10. Estadística descriptiva [Media \pm desvío estándar (n)] de las medidas cráneo-dentarias utilizadas en esta sección. Unidades milímetros.....	168

Tabla V.11. Análisis de componentes principales para el conjunto de los ungulados actuales y los ungulados santacrucenses.....	175
Tabla V.12. Análisis de componentes principales sólo para los ungulados santacrucenses.....	179
Tabla V.13. Resumen de estadísticos descriptivos para las regresiones simples obtenidas al utilizar los logaritmos decimales del tamaño del centroide de landmarks 3D (36 craneanos) como variable independiente y cada uno de los componentes principales como variable dependiente.....	183
Tabla V.14. Análisis de componentes principales de mandíbula para el conjunto de los ungulados actuales y los ungulados santacrucenses.....	184
Tabla V.15. Resumen de estadísticos descriptivos para las regresiones simples obtenidas al utilizar el índice de hipsodoncia (IH) como variable independiente y cada uno de los componentes principales del ACP de mandíbula como variable dependiente.....	189
Tabla V.16. Análisis de componentes principales de la mandíbula para los ungulados santacrucenses.....	189
Tabla V.17. Estadísticos descriptivos [Media \pm desvío estándar (n)] de los brazos de palanca (en milímetros) para las fuerzas de entrada proporcionada por los músculos masticatorios y las fuerzas de salida (mordida) en distintos puntos de la mandíbula.....	198
Tabla V.18. Relaciones de brazos de palanca entre fuerza de entrada proporcionada por los músculos y las fuerzas de salida (mordida) en distintos puntos de la mandíbula.....	199
Tabla V.19. Resultados de la regresión para el área de superficie oclusal y la masa corporal transformadas a logaritmos.....	202
Tabla V.20. Análisis de Residuos no paramétrico U de Mann-Whitney.....	204
Tabla VI.1. Comparaciones de los valores de masa (expresada en kg) obtenidos por los distintos métodos y las obtenidas por Croft (2000) y Vizcaíno et al. (2010).....	211

I. INTRODUCCIÓN

I.1.INTRODUCCIÓN GENERAL

El término Paleobiología fue empleado por primera vez por el paleontólogo Austríaco Othenio Abel (1875–1946) en su obra *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere* (“Principios de Paleobiología de Vertebrados”) publicada en 1911. En ese libro Abel formalizó la siguiente definición: *Ich führe für jenen Zweig der Naturwissenschaften, der sich die Erforschung der Anpassungen der fossilen Organismen und die Ermittlung ihrer Lebensweise zur Aufgabe stellt, die Bezeichnung “Paläobiologie” ein* (Para la rama de las ciencias naturales cuyo objetivo es elucidar las adaptaciones de los organismos fósiles y su forma de vida, introduzco el término “Paleobiología”, *non vide*; traducido de Kutschera 2007). El principal objetivo de los enfoques paleobiológicos es reconstruir la biología y ecología de los organismos extintos a partir de los fósiles disponibles (Jackson y Erwin 2006). Para ello es necesario contar con especímenes al menos parcialmente completos y muy bien conservados.

En este sentido, varios autores han resaltado que la fauna de mamíferos de Edad Santacrucense (Mioceno temprano-medio) de Patagonia es particularmente importante por la abundancia de esqueletos con esas características (Hatcher 1903; Simpson 1980; Vizcaíno *et al.* 2006a). Esta fauna representa una fase de la historia de los mamíferos sudamericanos en la que las comunidades consistían en una mezcla compleja de descendientes de linajes antiguos del continente (Marsupialia, Xenarthra, Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria) y de nuevas formas provenientes del continente Africano (Rodentia y Primates).

En particular, los afloramientos de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio) a lo largo de la costa atlántica de la Patagonia austral de Argentina, entre las rías del Coyle y Gallegos (Figura I.1), poseen una fauna excepcional por su riqueza (más de 70 especies registradas en 21 niveles estratigráficos; Tauber 1997a, b) que documenta un conjunto muy diferente de la de cualquier comunidad de mamíferos vivientes. Estas localidades están situadas a unos 52° de latitud sur, apenas a 100 km al norte del Estrecho de Magallanes y ofrecen una oportunidad única para la reconstrucción de la estructura de una paleocomunidad de mamíferos de América del Sur con un control estratigráfico y geográfico preciso.

El trabajo de campo realizado en la última década por las expediciones conjuntas del Museo de La Plata y la Duke University (EEUU) confirma las impresiones de Hatcher de

hace más de 100 años, en especial en el sitio de Corriguen Aike (=Puesto Estancia La Costa), el cual, posee el más rico conjunto de cráneos de mamíferos y esqueletos articulados pre-Pleistocenos conocido en el continente (Hatcher 1903).

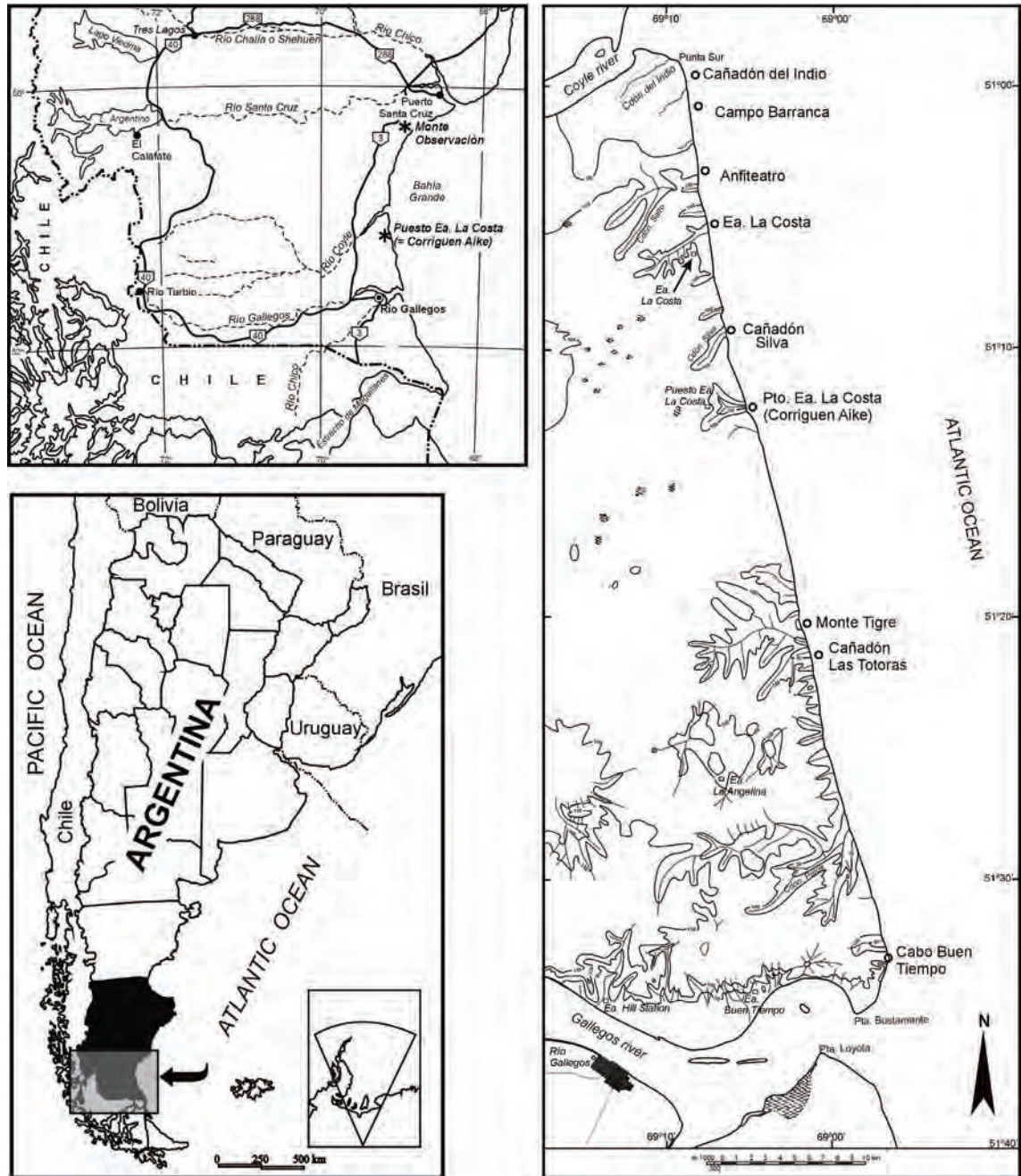


Figura. I.1. Ubicación geográfica de las localidades costeras de la Formación Santa Cruz en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Modificado de Kay *et al.* (2008) y Noriega *et al.* (Enviado).

En 1845, el capitán de la marina británica Bartholomew Sullivan recogió los primeros fósiles procedentes de la región y los envió a Charles Darwin (Brinkman 2003).

Posteriormente, por iniciativa de Sullivan y apoyado por Charles Darwin, en 1863 el naturalista Robert O. Cunningham colectó en la misma zona. La recolección a mayor escala de los fósiles santacrucenses se inició a finales del siglo XIX gracias a los esfuerzos de Carlos Ameghino (colecciones en el Museo de La Plata y el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires) y, más tarde, John Bell Hatcher y sus colaboradores (colecciones en el Yale Peabody Museum, New Haven -antes en la Princeton University- y del American Museum of Natural History, New York). Posteriormente, se llevaron a cabo una serie de expediciones de duraciones limitadas a cargo de Elmer Riggs y Handel Martin cuyas colecciones residen en el Field Museum of Natural History, Chicago, y el Kansas University Museum, respectivamente (para una revisión histórica véase Marshall 1976; Simpson 1984). Desde finales de 1980, Tauber (1997a, b) estudió la geología de la Formación Santa Cruz al sur de la Ría Coyle, reidentificó los yacimientos y niveles más productivos y realizó importantes colecciones (en su mayoría alojadas en la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina). Otros investigadores (por ejemplo, Fleagle) hicieron extensas colecciones de mamíferos en la Formación Santa Cruz más al norte en la provincia de Santa Cruz, pero no al sur de la Ría Coyle.

Los primeros restos identificados de la Formación Santa Cruz consistieron en ungulados. El ya mencionado Sullivan envió los restos colectados en 1845 a Darwin y éste al célebre anatomista Sir Richard Owen del Hunterian Museum del Royal College of Surgeon de Londres. Entre ellos, en 1846 Owen describió los tipos de los ungulados *Nesodon imbricatus* y *Nesodon sullivanii*. Posteriormente, Ameghino, consideraría al segundo como sinónimo junior del primero, por lo que Sullivan se quedó sin su merecido homenaje (Brinkman 2003). Los restos colectados en 1863, le fueron entregados a Thomas Huxley y éste los derivó a William Henry Flower, sucesor de Owen como curador del Hunterian Museum, quien en 1973 describió un tercer ungulado al que nominó *Homalodotherium cunninghami*.

Sin dudas, los ungulados se encuentran entre las formas más representativas de la Formación Santa Cruz. Como se describe más abajo, incluyen una multiplicidad de tipos biológicos y tamaños, desde formas pequeñas, comparables a roedores, hasta gigantes sin análogos en las faunas actuales. Esta diversidad se ve reflejada en diferentes morfologías del aparato masticatorio, lo que sugiere una gran variedad de hábitos alimenticios.

I.2.OBJETIVOS

Esta tesis se enmarca en un estudio paleoecológico integral de los mamíferos de Edad Santacrucense (Formación Santa Cruz; Mioceno temprano-medio), basado en estudios ecomorfológicos y morfofuncionales detallados.

El objetivo general de esta tesis es contrastar la siguiente hipótesis de trabajo:

“La coexistencia de numerosos ungulados de distintos linajes implica una acusada partición del uso de la vegetación como recurso alimentario, que se puede establecer a partir de la interpretación de la morfología cráneo-dentaria”.

En particular se pretende:

- Obtener estimaciones de masa corporal.
- Evaluar la alometría de crecimiento.
- Realizar un estudio ecomorfológico tendiente a generar hipótesis de uso del recurso alimenticio.
- Reevaluar estas hipótesis mediante un análisis de la mecánica masticatoria
- Realizar inferencias sobre la fisiología de la digestión.
- Analizar las especializaciones del aparato masticatorio.
- Generalizar las hipótesis paleoecológicas a partir de las reconstrucciones paleobiológicas.

I.3.ANTECEDENTES

I.3.1. MARCO GEOLÓGICO Y TEMPORAL

GEOLOGÍA

La Formación Santa Cruz se desarrolla en gran parte del sur de la Patagonia argentina, en exposiciones de superficie (a lo largo de la costa atlántica y en los estuarios adyacentes; Bown y Fleagle 1993; Tauber 1997a) y en registros de perforación (Malumián 1999). Los afloramientos costeros de la formación son una secuencia de lutitas superpuestas de origen volcanoclástico que contienen paleosuelos inmaduros, establecidos en una llanura costera con cuerpos arenosos representando canales de río. También se registran algunas tobas relativamente inalteradas (Bown y Fleagle 1993). Estos últimos autores presentan una descripción de la típica litología costera de la Formación Santa Cruz en Monte León y Monte Observación, al norte del Río Coyle.

La litología de la Formación Santa Cruz en la zona costera entre las rías del Coyle y Gallegos (*e.g.*, localidades Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike), Monte Tigre, etc.) es ligeramente más compleja que la de Monte Observación. Tauber (1997a) reconoce dos miembros, uno inferior (Miembro Estancia La Costa) muy fosilífero - con predominio de depósitos piroclásticos, arcillitas y fangolitas- y uno superior (Miembro Estancia La Angelina), con muy pocos fósiles, principalmente compuesto por arcillitas, lutitas y areniscas (Figura I.2). Este autor también reconoce 14 niveles fosilíferos con restos de vertebrados que permiten proponer un esquema bioestratigráfico, reconociendo preliminarmente dos biozonas de intervalo. La litología y el contenido fósil de la Formación Santa Cruz en las localidades de costa arriba mencionadas, es muy similar al de las rocas santacruceses en Monte Observación, al norte de la Ría Coyle (Tauber 1997a). Recientemente, el mismo autor ha ampliado sus observaciones geológicas a lo largo del estuario del Río Gallegos en la localidad de Killik Aike Norte, que se cree también representaría la parte inferior del Miembro Estancia La Costa (Tauber *et al.* 2004).

El nuevo material estudiado en esta tesis proviene de varias localidades que han sido muestreadas exhaustivamente, las cuales se encuentran ubicadas en la zona intermareal y pertenecen al miembro Estancia La Costa.

Campo Barranca (CB) se encuentra aproximadamente a 69° 09' de longitud W, entre 51° 00' y 51° 02' de latitud S (Figura I.1), a 2 km al sur de Punta Sur, en la desembocadura del río Coyle, y 6 km al norte de la entrada a la playa en la Estancia La Costa (ELC) (Kay *et al.* 2008). El área de exposición de esta localidad es de unos 4 km de norte a sur y 250 m de este

a oeste. Está limitada al norte por un canal de areniscas entrecruzadas de la que se recuperaron sólo algunos fósiles mal preservados de vertebrados. Debido a que está cubierta al oeste con sedimentos de playa y al este por el mar, no se pueden observar las unidades de roca que representan sus límites temporales. El nivel fosilífero de Campo Barranca (plataforma expuesta durante la marea baja; Figura I.3A) está compuesto por arcillas limosas de color verdoso. En algunos lugares, las arcillitas están finamente laminadas, algunas tienen óndulas y otras son ricas en carbón. En otros lugares están bioturbadas, conservando moldes calcificados de raíces y con los niveles mal definidos.

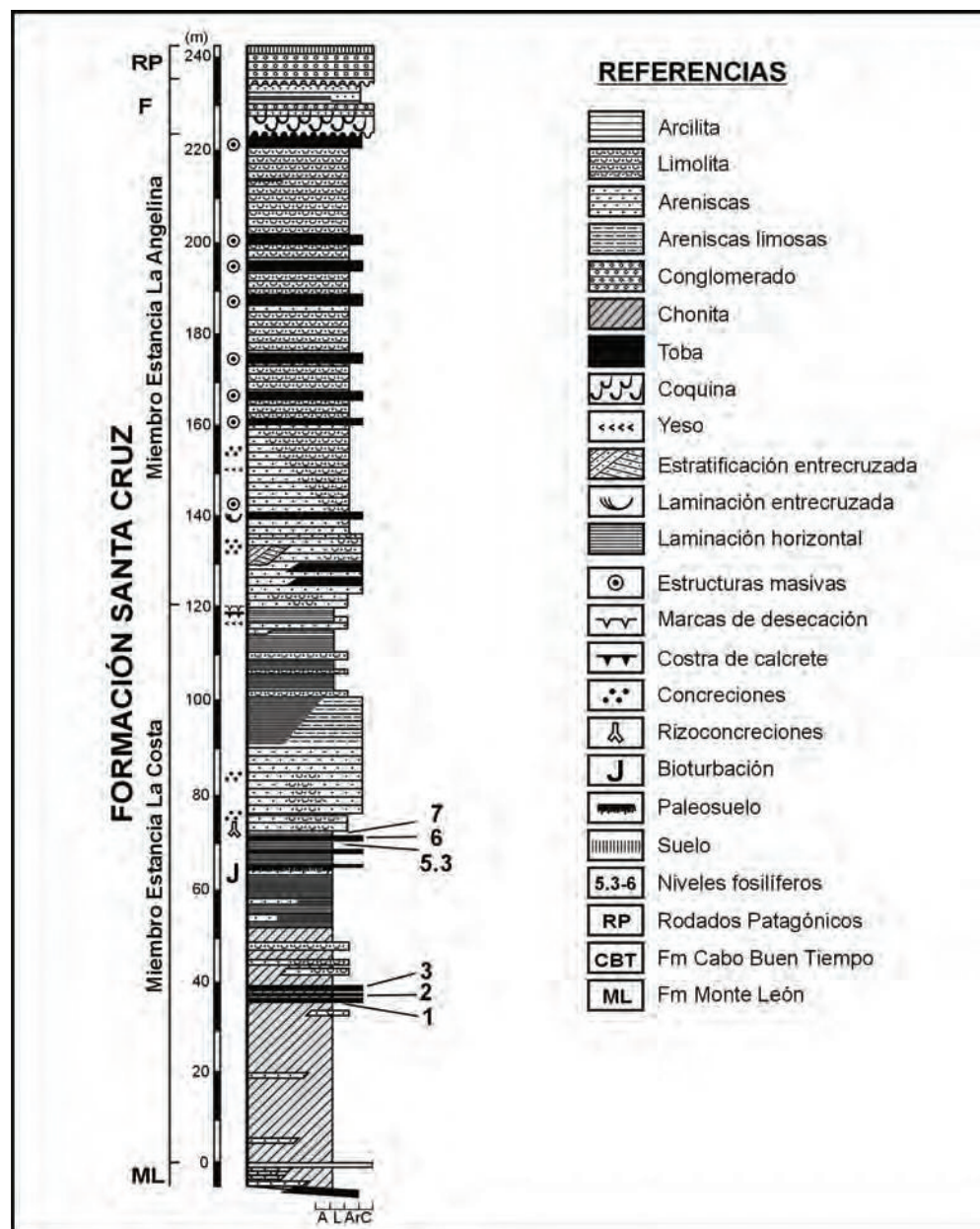


Figura I.2. Columna estratigráfica de la Formación Santa Cruz. Modificado de Vizcaíno *et al.* (2010).

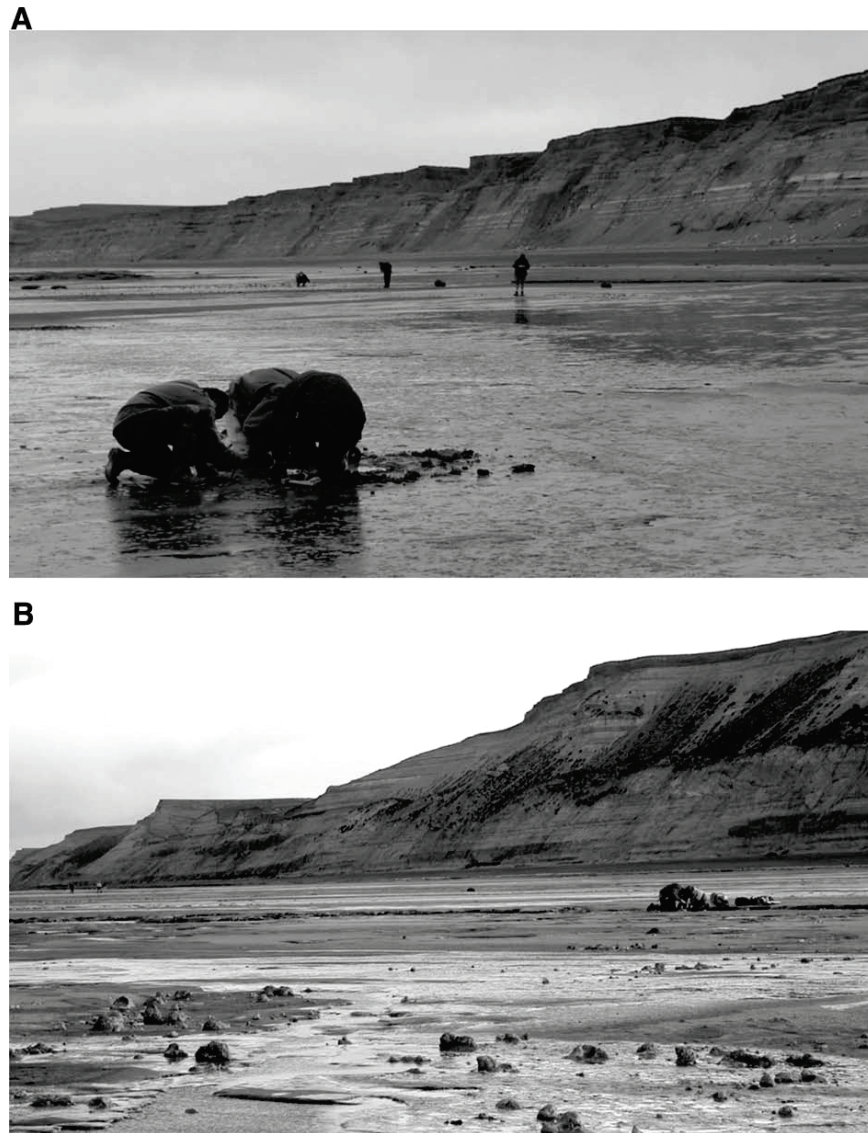


Figura I.3. Vistas panorámicas de los afloramientos de la Formación Santa Cruz durante la marea baja en las localidades estudiadas, en ambos casos, vista desde el Norte. **A.** Campo Barranca. **B.** Puesto Estancia La Costa

Estancia La Costa (ELC) está ubicada aproximadamente a los $51^{\circ} 05' S$ y $69^{\circ} 08' W$ (Tauber 1996) frente al casco de la estancia homónima, en el Departamento de Güer Aike (Figura I.1). El área de exposición de esta localidad aflora en la zona intermareal y en la base del acantilado. En esta localidad Tauber (1994, 1996, 1997a) identificó los niveles fosilíferos NF 1 a 4. El nivel fosilífero inferior (NF 1) es un paleosuelo inmaduro compuesto por arcilita levemente bioturbada con restos de raíces y pedotúbulos (Tauber 1994, 1996). El NF 2 es una chonita o toba fina muy alterada. El NF 3 es una toba fina de gran persistencia areal (Tauber 1994), de donde provienen la mayoría de los restos de esta localidad.

Puesto Estancia La Costa (PLC, probablemente Corrigen Aike, véase Marshall 1976 y Tauber 1991; para una discusión de los nombres de esta localidad) está aproximadamente a

51 ° 12 ' S y 69 ° 04' W, a unos 12 km al sur de la ELC (Figura I.1). El área de exposición de esta localidad es de aproximadamente 3 kilómetros de norte a sur y 300 a 400 m de este a oeste, en función de la amplitud de la marea baja (Figura I.3B). En esta localidad, Tauber (1997a) identificó dos principales niveles fosilíferos: NF 6, compuesto por arenas limosas tobáceas, y NF 7, compuesto por arcillas limosas de color verdoso. Más recientemente, Tauber *et al.* (2004) identificaron nuevos niveles. Uno fue identificado como NF 5.3 (subyacente a NF 6), compuesto por arcillas limosas verdosas con concreciones carbonáticas. Este nivel probablemente se hizo evidente en la última década a consecuencia de la desaparición de parte del NF 6 debido a la erosión del mar. Otros niveles nuevos identificados son el NF 7.1 y 7.2, suprayacentes a NF 7 (Figura I.1; véase también Krapovickas *et al.* 2008: Fig. 1).

EDAD DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ EN LA COSTA ATLÁNTICA

En Monte Observación y Monte León, varios fechados $\text{Ar}^{40}/\text{Ar}^{39}$ y una breve sección magnetoestratigráfica informan sobre la edad de la Formación Santa Cruz. Las fechas oscilan entre los 16,42 y 16,18 Ma a partir de tres niveles en el tercio inferior de los niveles fosilíferos en Monte Observación y entre 16,56 y 16,28 Ma en Monte León. Estos fechados no son completamente concordantes pero permiten la asignación de la mayor parte de las faunas santacruceses costeras al Mioceno temprano tardío. Fleagle *et al.* (1995) reportan una secuencia magnetoestratigráfica de rocas santacruceses que comienzan con un intervalo reverso, seguido de uno normal y culminan en un intervalo reverso en la parte superior, en consonancia con un intervalo de tiempo relativamente corto, obtenidos a partir de las fechas radiométricas.

Las capas por debajo y por encima de la Formación Santa Cruz son consistentes con una edad Mioceno temprana tardía. La “*near shore*” de la Formación Monte León marina subyace a la Formación Santa Cruz. Se expone en superficie en el Monte León y en los núcleos de perforación del subsuelo al norte y al sur del Río Coyle (Bown y Fleagle 1993; Malumián 1999). La Formación Monte León puede estar en conformidad y ser regresional con respecto a Formación Santa Cruz de la costa (Bown y Fleagle 1993; Malumián 1999). La ceniza en la Formación Monte León da una fecha de 19,33 Ma (Fleagle *et al.* 1995). Esta última fecha es consistente con la edad Mioceno temprana de los ensambles de moluscos de la formación (del Río 2004). Hacia Cabo Buen Tiempo, al sur, en la desembocadura del estuario del Río Gallegos, la Formación Santa Cruz es rematada por la Formación Cabo Buen Tiempo, de edad Pliocena.

I.3.2.FAUNA

Los ungulados nativos sudamericanos comprenden varios taxones, actualmente extintos, que evolucionaron dentro del contexto geográfico dado por el aislamiento del continente sudamericano durante casi todo el Cenozoico (Bond 1986). Este grupo, integrante del “Primer estrato faunístico” de Simpson (1950) está compuesto por algunas familias endémicas del orden Condylarthra, los órdenes Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria, y Xenungulata. De estos, solamente el notoungulado del género *Toxodon* Owen y el Litopterna del género *Macrauchenia* Owen sobreviven hasta finales del Pleistoceno y principios del Holoceno, habiéndose registrado algunas veces junto a restos humanos (véase Bond *et al.* 1995). En los afloramientos de Edad Santacrucense (Mioceno temprano-medio) de la Formación Santa Cruz a lo largo de la costa atlántica, entre las rías del Coyle y Gallegos (Provincia de Santa Cruz, Argentina), se encuentran representantes de los órdenes Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria (Tauber 1997a, b; Pascual *et al.* 2002).

NOTOUNGULATA

Los Notoungulata constituyen el clado más diverso y abundante de ungulados nativos sudamericanos, tanto en su composición taxonómica como en su morfología (Simpson 1936; Patterson y Pascual 1972; Cifelli 1993; Tauber 1997b). Su primera aparición es en el Paleoceno representado por *Simpsonotus* Pascual (Marshall *et al.* 1997). Los registros más modernos se remontan al Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Tonni 1990) representados por *Toxodon* Owen. Si bien están presentes a lo largo de todo el Cenozoico, alcanzan su mayor riqueza taxonómica al nivel genérico durante el Paleógeno para disminuir gradualmente a lo largo del Neógeno. Durante este período, sus representantes se vuelven progresivamente más especializados hasta su extinción en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Bond *et al.* 1995).

En la Formación Santa Cruz los notoungulados están representados solo por Toxodontia y Typotheria. Los toxodóntidos incluyen formas grandes (*i.e.*, por encima de los 44 Kg *sensu* Martin y Steadman 1999) hasta megamamíferos en sentido estricto (*i.e.*, más de 1000 kg. ;Owen-Smith 1988) que recuerdan a los actuales rinocerontes e hipopótamos, ya sea por su aspecto general o el patrón de las coronas de los dientes yugales (Ameghino 1907; Scott 1912; Bond 1999). Los tipoterios comprenden formas de tamaño pequeño a mediano que se destacan por su aspecto rodentiforme, llevando a diversos investigadores a referir a

cada familia afinidades con diversos taxones de mamíferos actuales, por ejemplo con los Hydrochoerinae (Mesotheriidae), los Lagomorpha (Hegetotheriidae), los Hyracoidea (Interatheriidae), o hasta pequeños cérvidos (Ameghino 1889; Hatcher 1903; Bond *et al.* 1995; Croft 1999; Reguero *et al.* 2007).

En ambos grupos, Toxodontia y Typotheria, hay una evolución aparente desde una morfología primitiva con el aparato masticatorio de dentición completa, sin diastema y dientes yugales braquiodontes, a una morfología muy especializada caracterizada por incisivos hipertrofiados, simplificación del patrón de las coronas dentarias y dientes yugales hipselodontes de crecimiento continuo (Ameghino 1887, 1894; Scott 1937; Simpson 1967; Cifelli 1985). De acuerdo con Croft *et al.* (2008) la dentición hipselodonte (euhipsodoncia, *sensu* Mones 1982) se habría originado en los notoungulados en dos pulsos: durante el Tinguiririquense (Oligoceno temprano) en los hegetotéridos y mesotéridos y durante el Deseadense (Oligoceno tardío) en los interatéridos y toxodóntidos. Croft y Weinstein (2008) sugirieron que la euhipsodoncia evolucionó de forma independiente al menos cuatro veces (Toxodontidae, Interatheriidae, Mesotheriidae y Hegetotheriidae) dentro de los Notoungulata.

Toxodontia

Los toxodóntidos de la Formación Santa Cruz están representados por los géneros *Adinotherium* Ameghino, *Nesodon* Owen (Toxodontidae, Nesodontinae; Figura I.4A y B) y *Homalodotherium* Flower (Homalodotheriidae; Figura I.4C). *Homalodotherium* y *Nesodon* son los toxodóntidos de mayor tamaño de la fauna santacrucense. Si bien estimaciones previas obtenidas por Croft (2000) arrojan valores cercanos a los 300 kg y 200 kg respectivamente, estimaciones más recientes de Vizcaíno *et al.* (2010) proponen una masa corporal de 350 kg para *Homalodotherium* y 550 kg para *Nesodon*, mientras que Elissamburu (2010) reporta un valor de 1500 kg para *Homalodotherium*. Las estimaciones realizadas para *Adinotherium* también resultan controvertidas. Croft (2000) propuso valores de alrededor de 35 kg, mientras que Vizcaíno *et al.* (2010) obtuvieron estimaciones de 120 kg.

Los representantes de estos tres géneros se caracterizan por poseer dentición completa y sin diastema. *Nesodon* y *Adinotherium* poseen incisivos laterales hipertrofiados y dientes yugales de corona alta pero de crecimiento limitado (protohypsodoncia, *sensu* Mones 1982), mientras que *Homalodotherium* posee dentición de crecimiento limitado (braquiodontes *sensu* Mones 1982) sin piezas hipertrofiadas.

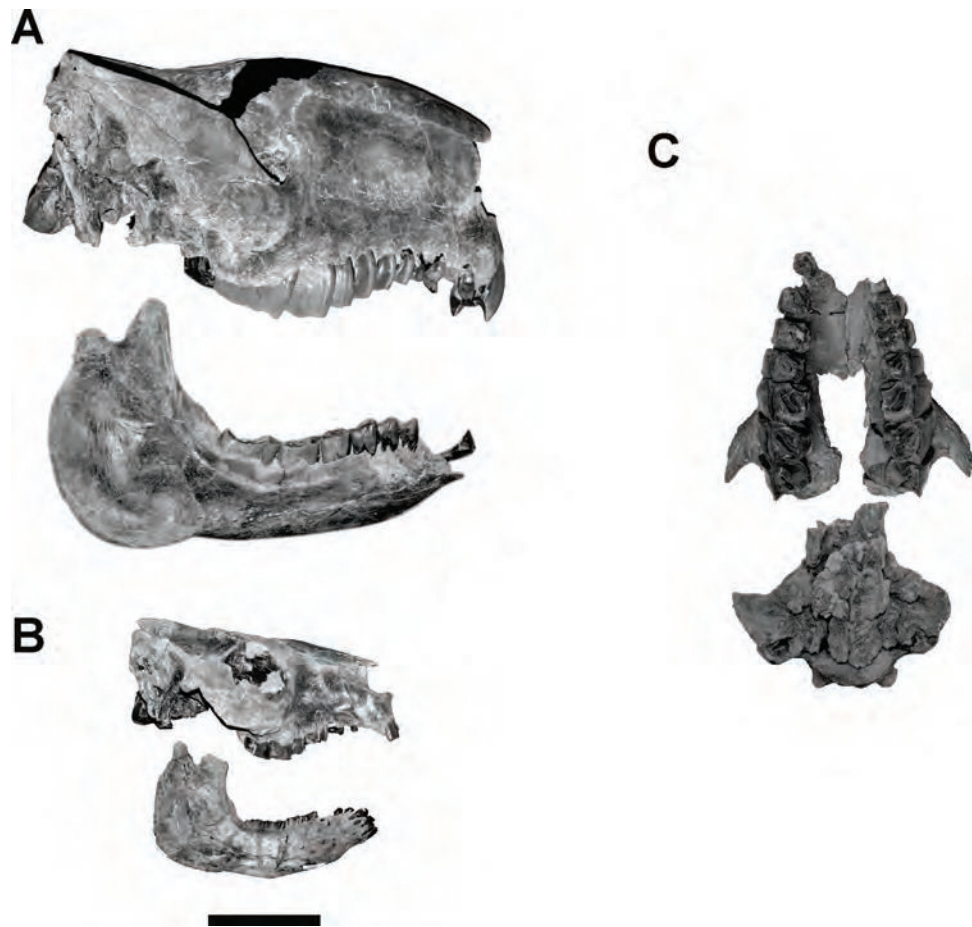


Figura I.4. Cráneo y mandíbula de *Toxodontia santacrucensis* recolectados por Vizcaíno y su grupo en las campañas de 2006-2009. **A.** *Nesodon* MPM-PV 3659; **B.** *Adinotherium* MPM-PV 3532 (cráneo) y 3666 (mandíbula). **C.** *Homalodotherium* MPM-PV 3706. Escala 10 centímetros.

En los tres géneros las áreas de origen e inserción de los principales músculos masticatorios (*i.e.*, *m. masseter* y *m. temporalis*) están muy desarrolladas.

Tradicionalmente, los nesodontinos han sido considerados formas herbívoras. De acuerdo con las interpretaciones de Scott (1937), basadas principalmente en la hipsodoncia de los dientes yugales, habrían habitado en planicies abiertas alimentándose principalmente de gramíneas (Patterson y Pascual 1968; Cifelli 1985; Bond 1986). Madden (1997) indica que entre los toxodóntidos, *Adinotherium* y *Nesodon* tenían un patrón más complejo de las coronas de sus molares, lo que les brindaba una mayor habilidad para cortar, permitiéndoles un mejor procesamiento de las pasturas. Más recientemente, Townsend y Croft (2008), mediante el análisis de las facetas y estrías de microdesgaste, obtienen resultados que no se corresponden con las hipótesis tradicionalmente aceptadas. Estos autores concluyen que *Nesodon imbricatus* sería un ramoneador folívoro, con consumo de elementos duros

incluyendo potencialmente corteza, mientras que *Adinotherium ovinum* habría sido un ramoneador exclusivamente folívoro.

En esta tesis, solo fueron considerados los nesodontinos *Adinotherium* y *Nesodon*. Por su parte, *Homalodotherium* no pudo ser incluido en los análisis debido a la ausencia de material adecuado (cráneo y mandíbula completos) en las colecciones de los museos visitados, necesarios para llevar a cabo el enfoque propuesto.

Typotheria

Los tipoterios santacrucenses son animales pequeños representados por cuatro géneros y distribuidos en dos familias: *Interatherium* Ameghino y *Protypotherium* Ameghino (Interatheriidae; Figura I.5A, B), *Hegetotherium* Ameghino y *Pachyrukhos* Ameghino (Hegetotheriidae; Figura I.5C, D).



Figura I.5. Typotheria Santacrucenses. **A.** *Interatherium* MPM-PV 3471; **B.** *Protypotherium* AMNH 9868; **C.** *Hegetotherium* MPM-PV 3526 (cráneo) YPU-PU 15298 (mandíbula); y **D.** *Pachyrukhos* AMNH 9219. Escala 10 centímetros.

Las estimaciones de masa corporal obtenidas por Croft (2000) son de 0,450 kg para *Interatherium* y 1 kg para *Protypotherium praerutilum* Ameghino y *P. attenuatum* Ameghino, las especies más pequeñas, y casi 3 kg para *P. australe* Ameghino, la especie más grande, mientras que para *Hegetotherium* arrojó un valor de 2 kg. Las masas corporales obtenidas por

Vizcaíno *et al.* (2010) son mayores en general. Entre los Hegetotheriidae, el más grande es *Hegetotherium* (14 kg) y el más pequeño *Pachyrhoxos* (2,8 kg). Entre los interatéridos, *Protypotherium attenuatum* y *P. australe* alcanzan aproximadamente 4,5 y 8,5 kg respectivamente, siendo de mayor tamaño que *Interatherium* con unos 3,5 kg.

Los interatéridos poseen dentición completa, sin diastema e incisivos hipertrofiados, de modo que todos tienen aproximadamente el mismo diámetro. En los hegetotéridos en cambio, los incisivos centrales superior e inferior están hipertrofiados y los incisivos laterales están atrofiados, asemejándose a los Leporidae actuales. Esta condición resulta en un diastema entre incisivos y premolares, funcional para *Hegetotherium* y anatómico (*i.e.*, con pérdida de piezas dentarias) en *Pachyrhoxos*. En todos los tipoterios santacrucenses los dientes yugales son de corona alta y de crecimiento continuo (euhipsodoncia *sensu* Mones 1982).

En los tres géneros las áreas de origen e inserción de los músculos (*m. masseter* y *m. temporalis*) están muy desarrolladas.

Los tipoterios han sido considerados principalmente herbívoros. Las primeras interpretaciones, basadas fundamentalmente en la hipsodoncia de los dientes yugales, les atribuyeron hábitos pastadores en planicies abiertas (Scott 1937). Posteriormente, Bond (1986) mantiene la hipótesis de hábitos pastadores, basándose también en el grado de hipsodoncia. Tauber (1996, 1997b) sobre la base de la morfología y disposición de los incisivos de las especies de *Protypotherium*, propone el mismo tipo de hábito alimenticio. Sin embargo, recientemente Townsend y Croft (2008) realizaron un análisis de estrías y facetas de microdesgaste de *Protypotherium* y concluyen que sería ramoneador, incluyendo el consumo potencial de frutos blandos.

LITOPTERNA

El segundo grupo de ungulados nativos de América del Sur con mayor diversidad lo constituyen los Litopterna. El registro más antiguo se remontaría al Paleoceno medio (Edad Peligrense) (Gelfo *et al.* 2009) con *Requisia vidmari* Bonaparte y Morales (Bonaparte y Morales 1997) y el más reciente corresponde al Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Bondesio 1986; Marshall y Cifelli 1989) con *Macrauchenia patachonica* Owen, el primer taxón descrito de este grupo. Este clado alcanza su mayor riqueza taxonómica a nivel de género durante el Mioceno tardío, disminuyendo gradualmente hasta el Plioceno, con formas

que progresivamente se vuelven más especializadas hasta su extinción (Bondesio 1986; Bond *et al.* 1995).

Las familias mejor representadas son Macraucheniidae y Protherotheriidae. Los macrauquénidos incluyen formas grandes, incluyendo megamamíferos estrictos, que recuerdan a los Tylopoda actuales (llamas y camellos), debido a su aspecto general (Ameghino 1907; Scott 1913; Bond 1999). A lo largo de su historia evolutiva los macrauquénidos tienen una tendencia a la retracción de las narinas, desde las formas miocénicas, como *Theosodon* Ameghino, pasando por *Scalabrinitherium* Ameghino, hasta llegar a *Macrauchenia* (Figura I.6A-C), para la cual se ha propuesto la presencia de una proboscis (Scott 1913).

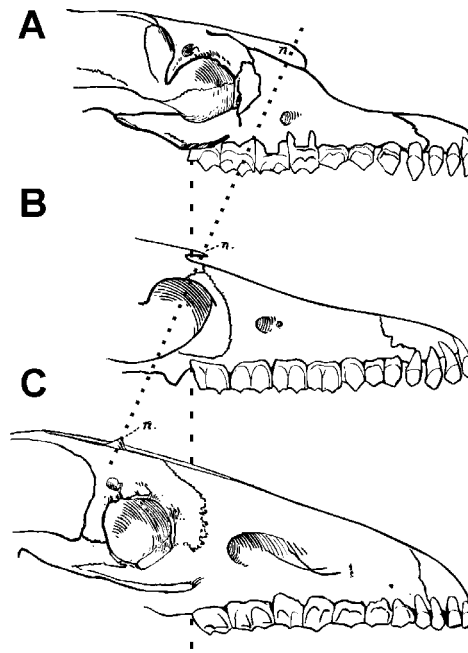


Figura I.6. Diferencias entre los cráneos Macraucheniidae **A.** *Theosodon* **B.** *Scalabrinitherium* **C.** *Macrauchenia*. Modificado de Scott (1913). Tamaños relativos ajustados a una misma longitud de la serie dentaria. *n* huesos nasales.

Los proterotéridos incluyen formas pequeñas a medianas que históricamente han sido comparadas a los équidos (Perissodactyla) holárticos más primitivos, debido a convergencias en los miembros mesoaxónicos y la reducción de dígitos. Sin embargo, la morfología de las coronas de los dientes yugales, al igual que en los Artiodactyla (bóvidos, cérvidos, camélidos), es del tipo selenodonte (Bond *et al.* 1995). En contraposición a lo que sucede con los macrauquénidos, los proterotéridos mantienen una morfología craneana bastante conservadora, siguiendo el mismo patrón a lo largo de su historia evolutiva desde las formas

miocénicas, reteniendo incluso su dentición braquiodonte, pero véase Soria (2001) y Villafañe *et al.* (2006).

Ambas familias se encuentran muy bien representadas en la fauna santacrucense objeto de este estudio.

Macraucheniidae

Los macrauquénidos de la Formación Santa Cruz están representados por un único género *Theosodon* (Figura I.7). En los trabajos históricos se lo ha descrito como un animal de talla mediana a grande similar a la de un guanaco (*Lama guanicoe*), sin embargo las estimaciones de masa obtenidas por Croft (2000) se encuentran alrededor de los 45 kg.



Figura I.7. Vista lateral del cráneo y mandíbula de *Theosodon lydekkeri* (MACN-A 9284-88).

Las especies del género *Theosodon* se caracterizan por la retracción de los nasales, de manera similar a lo que sucede en algunos artiodáctilos (alce, *Alces alce*; o los dik diks, *Madoqua kirkii*; Figura I.8A-B) pero sin llegar al punto manifestado por el antílope saiga o los tapires (*Saiga tatarica*; *Tapirus*; Figura I.8C-D). Su dentición es completa, con incisivos, caninos y primer molar de configuración caniniforme (condición similar presente en los premolares de los actuales Tragulidae; Artiodactyla, Figura I.8E) lo cual le da al rostro un aspecto reptiliano. Poseen dientes yugales de crecimiento limitado (braquiodontes *sensu* Mones 1982), con un pequeño diastema entre los incisivos, pero sin un diastema diferenciado entre incisivos y premolares como sucede en los actuales artiodáctilos y perisodáctilos. La

barra postorbital está bien desarrollada y poseen grandes áreas para el origen e inserción de la musculatura masticatoria: masetero y temporal.

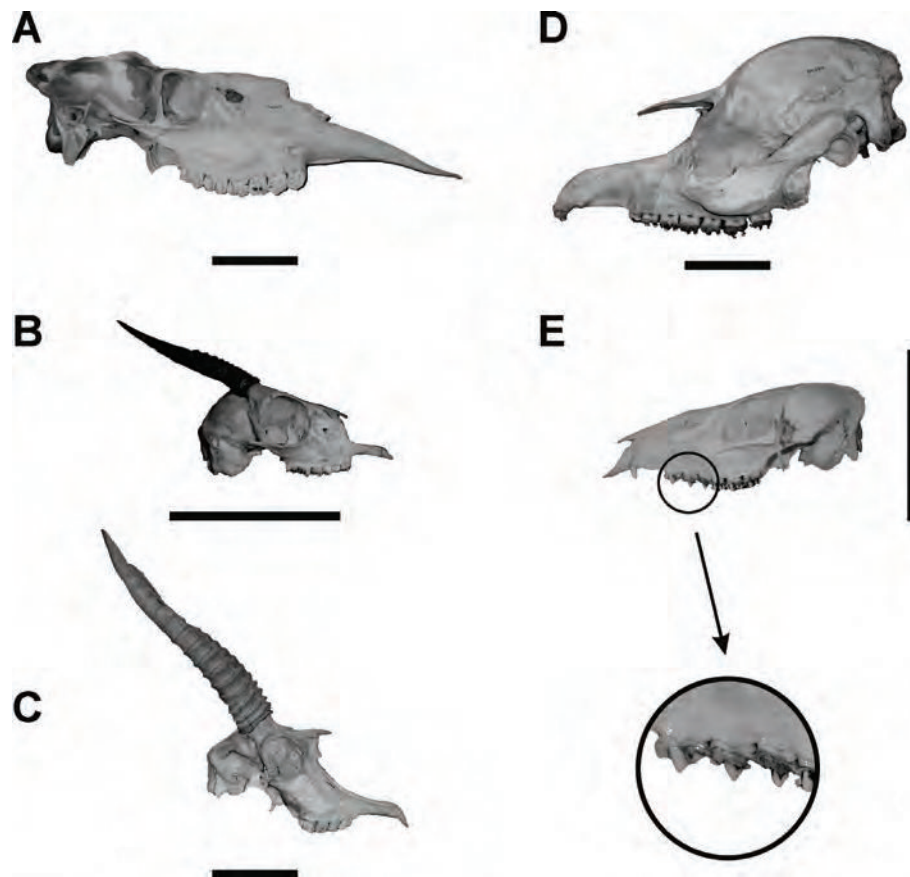


Figura I.8. Ungulados actuales con retracción de los nasales. **A.** Alce (*Alces alces*) AMNH 173563, **B.** Dik-dik (*Madoqua kirkii*) AMNH 114290, **C.** Antilope Saiga (*Saiga tatarica*) AMNH 119649, **D.** Tapir (*Tapirus terrestris*) MACN 50.559, **E.** tragúlido con premolares caniniformes, Antilope amizclero enano de agua (*Hyemoschus aquaticus*) AMNH 146844.

Los macraucheníidos serían formas herbívoras, referidas como los equivalentes ecológicos de los camélidos (Scott 1937; Patterson y Pascual 1968; Cifelli y Guerrero 1997). Kramarz y Bond (2005) sugieren que la distribución geográfica de estos mamíferos no habría estado condicionada por restricciones ambientales, dado que se encuentran representados en todas las faunas conocidas del Terciario medio-tardío y Cuaternario de América del Sur. En particular, *Theosodon* posee un amplio registro geográfico y temporal, *i.e.*, desde el Colhehuapense de Patagonia (Simpson 1935; Soria 1981) hasta el Chasiquense (Pascual 1966). La presencia de *Theosodon* en el Grupo Honda de Colombia (Mioceno medio), junto a proterotéridos de una amplia variedad de dietas (omnívoras, frugívoras y folívoras), sugiere que en el norte de su distribución habría habitado ambientes cerrados (Cifelli y Guerrero 1997).

Proterotheriidae

La descripción de Ameghino de los integrantes de esta familia como “*ungulados esbeltos y ligeros, digitígrados, generalmente con tres dedos en cada pie, el del medio mucho más grande que los laterales, imitando caballitos en miniatura*” (Ameghino 1898, pág. 164) se ha convertido en una frase recurrente al presentar a estas formas (e.g., Croft 1999). Los proterotéridos santacruceses están representados por cuatro géneros: *Anisolophus* Burmeister (= *Licaphrium* Ameghino), *Tetramerorhinus* Ameghino, *Diadiaphorus* Ameghino y *Thoatherium* Ameghino, siendo los dos últimos monotípicos Soria (Soria 2001) (Figura I.9A-D).

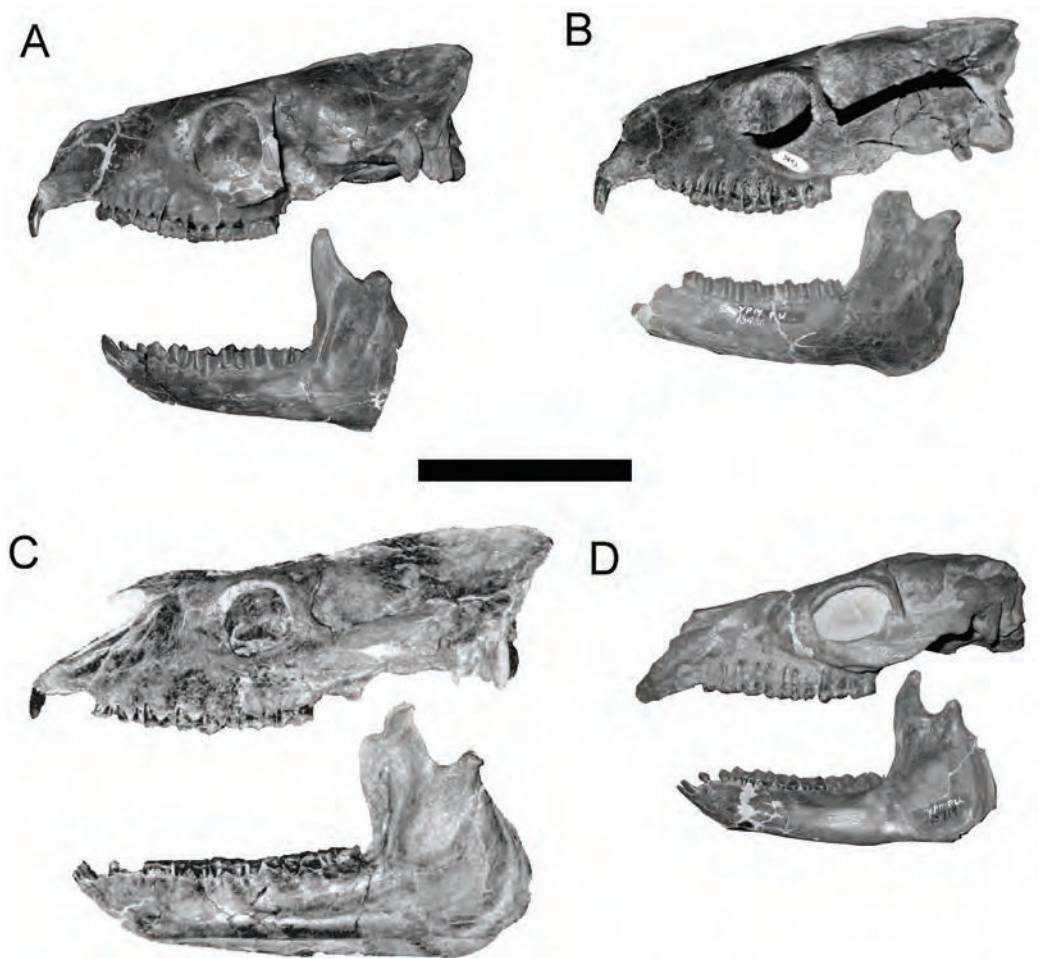


Figura I.9. Cráneo y mandíbula de los proterotéridos santacruceses. **A.** *Anisolophus* YPM-PU15368 (cráneo) YPM-PU 15996 (mandíbula), **B.** *Tetramerorhinus* MPM-PV 3493 (cráneo) YPM-PU 15436 (mandíbula), **C.** *Diadiaphorus* MPM-PV 3397, **D.** *Thoatherium* YPM-PU 15240 (cráneo) YPM-PU 15719 (mandíbula).

Las estimaciones de masa corporal obtenidas por Croft (2000) son las siguientes: alrededor de 8 kg para *Anisolophus*, 6,5 kg para *Thoatherium minusculum* Ameghino y entre

20 y 26 kg para *Diadiaphorus majusculus* Ameghino (= *D. robustus* Ameghino). Sin embargo, las estimaciones obtenidas por Villafañe (2005) a partir de la superficie oclusal de los molares son mucho más altas. Dicha autora obtuvo 62,63 kg para *Anisolophus*, 82,76 kg para *Tetramerorhinus cingulatum*, 53,52 kg para *T. lucarius*, 65,58 para *T. mixtum*, 45 kg para *Thoatherium minusculum* y aproximadamente 190 kg para *Diadiaphorus majusculus*. Más recientemente Vizcaíno *et al.* (2010) obtuvieron valores de masa intermedios a los reportados por estos autores: 18 kg para *Anisolophus*, 21 kg para *Thoatherium minusculum* y aproximadamente 70 kg para *Diadiaphorus majusculus*.

Todos los proterotéridos santacrucenses poseen un solo incisivo superior y dos inferiores, con los caninos superiores ausentes, formando un pequeño diastema. La serie postcanina se encuentra completa, con molarización de los últimos premolares y dentición braquiodonte. Los procesos postorbitales se fusionan cerrando posteriormente la órbita.

Poseen grandes áreas de origen e inserción para la musculatura masticatoria (*i.e.*, *m. masseter* y *m. temporalis*).

Según las interpretaciones de (Scott 1937), los proterotéridos eran formas herbívoras, inicialmente asociadas a ambientes abiertos debido a su monodactilia (funcional en todos sus representantes, excepto *Thoatherium* en el que es anatómica). Posteriormente, sustentado principalmente en su dentición braquiodonte, fueron considerados formas ramoneadoras (Bond 1986). Soria (2001) sostuvo que esta condición se mantendría a lo largo de toda la historia natural del grupo, con contadas excepciones para algunos representantes del Plioceno, véase también Villafañe *et al.* (2006). Estas hipótesis se basan principalmente en la persistencia de la braquiodoncia en el grupo. El mismo autor propuso que los proterotéridos habrían habitado áreas con matorrales arbustivos, basándose en el tamaño corporal y los hábitos locomotores cursoriales, además de la dentición braquiodonte. Otros autores (Cifelli y Guerrero 1997; Bond *et al.* 2001; Kramarz y Bond 2005) han indicado que los registros de proterotéridos suelen estar relacionados a aquellas faunas asociadas a ambientes más forestados, véase también Villafañe *et al.* (2006).

ASTRAPOTHERIA

Los astrapoterios son un orden de ungulados nativos sudamericanos muy peculiares, que comprenden tres familias: Eoastrapostylopidae (Paleoceno tardío), Trigonostylopidae (Paleoceno-Eoceno) y Astrapotheriidae (Eoceno-Mioceno) siendo ésta la única representada durante la Edad Santacrucense. El registro más antiguo es del Paleoceno tardío (Soria y

Powell 1981), representado por *Eoastrapostylops riolorensis* Soria y Powell y el más moderno corresponde al Mioceno medio de Edad Laventense (Johnson y Madden 1997), representado por *Granastrapotherium*, Johnson y Madden. Para estos animales se han señalado similitudes morfológicas con los elefantes y los tapires debido a sus característicos caninos en forma de grandes defensas y la retracción de los nasales respectivamente (Ameghino 1894; Scott 1928; Riggs 1935). Estudios recientes (Kramarz y Bond 2009) sugieren que en los astrapoterios la tendencia a la reducción en tamaño y número de premolares estaría asociada al aumento del tamaño corporal y la hipsodoncia.

Astrapotheriidae

Los Astrapotheriidae (*sensu* Cifelli 1993) constituyen el grupo más especializado dentro del Orden Astrapotheria, e incluyen los animales más grandes entre las faunas terrestres nativas del Terciario sudamericano (Kramarz 2009). En la Formación Santa Cruz la especie mejor representada es *Astrapotherium magnum* (Owen), de la subfamilia monofilética Astrapotheriinae.

Astrapotherium magnum (Figura I.10) es un animal de talla muy grande, pudiendo considerarse un megamamífero estricto. Si bien Croft (2000) provee una estimación de masa cercana a los 500 kg, datos más recientes de Vizcaíno *et al.* (2010) indican que no solo alcanza, sino que sobrepasaría, los 1000 kg.

Los astrapoteridos carecen de incisivos superiores y poseen caninos hipertrofiados formando grandes defensas. Los premolares están reducidos en número y tamaño (Kramarz y Bond 2009) y los molares poseen coronas del tipo lofodonte, como en los rinocerontes (Ameghino 1894). Poseen además una estructura del esmalte similar a la de los rinocerontes, lo que sugiere una función y demandas mecánicas dentarias similares (Rensberger y Pfretzschner 1992). La cavidad nasal es muy amplia lo que ha llevado a pensar en la presencia de una proboscis (Scott 1928; Riggs 1935).

Con respecto a sus hábitos de vida, Riggs (1935) basado en la dentición, la morfología de los miembros y la ocurrencia estratigráfica propuso que *Astrapotherium* era un herbívoro habitante de ambientes bajos y húmedos que frecuentaba lagunas o bañados. Más recientemente, mediante el análisis de microdesgaste dentario, Townsend y Croft (2005) encontraron que *Astrapotherium* presenta el microdesgaste esperado de un ramoneador típico en acuerdo con las hipótesis tradicionalmente aceptadas.



Figura I.10. Cráneo y mandíbula de *Astrapotherium magnum* (AMNH 9278). Escala 10 centímetros.

I.3.3. FILOGENIA Y TAXONOMÍA

McKenna (1975) reunió a los órdenes de ungulados nativos sudamericanos Xenungulata, Pyrotheria, Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria en un único taxón al que denominó Meridiungulata. A la fecha, se han realizado numerosos trabajos para establecer las relaciones filogenéticas dentro de las familias de los órdenes antes mencionados. Pyrotheria y Xenungulata no están presentes en la Formación Santa Cruz. Durante mucho tiempo los Pyrotheria han sido considerados un orden independiente (Cifelli 1993). Según Gelfo *et al* (2008) Pyrotheria conformarían junto a los Xenungulata un grupo monofilético, mientras que Litopterna, Notoungulata y Astrapotheria se reunirían en otro grupo cuyas relaciones no quedan aún resueltas (Figura I.11A). La monofilia de los notoungulados se mantienen desde los trabajos pioneros de Cifelli (1993) (Figura I.11B). Más recientemente Billet (2010) propuso que Pyrotheria junto con *Notostylops* constituyen el grupo hermano de Toxodontia+Typotheria, dentro de Notoungulata (Figura I.11C). Existen trabajos que discuten las relaciones dentro de diferentes grupos de Notoungulata: por ejemplo para Typotheria

(Reguero y Prevosti 2010), dentro de los Hegetotheriidae (Cerdeño y Bond 1998; de Muizon y Cifelli 2000; Reguero *et al.* 2003) y para los Toxodontidae (Madden 1997; Nasif *et al.* 2000).

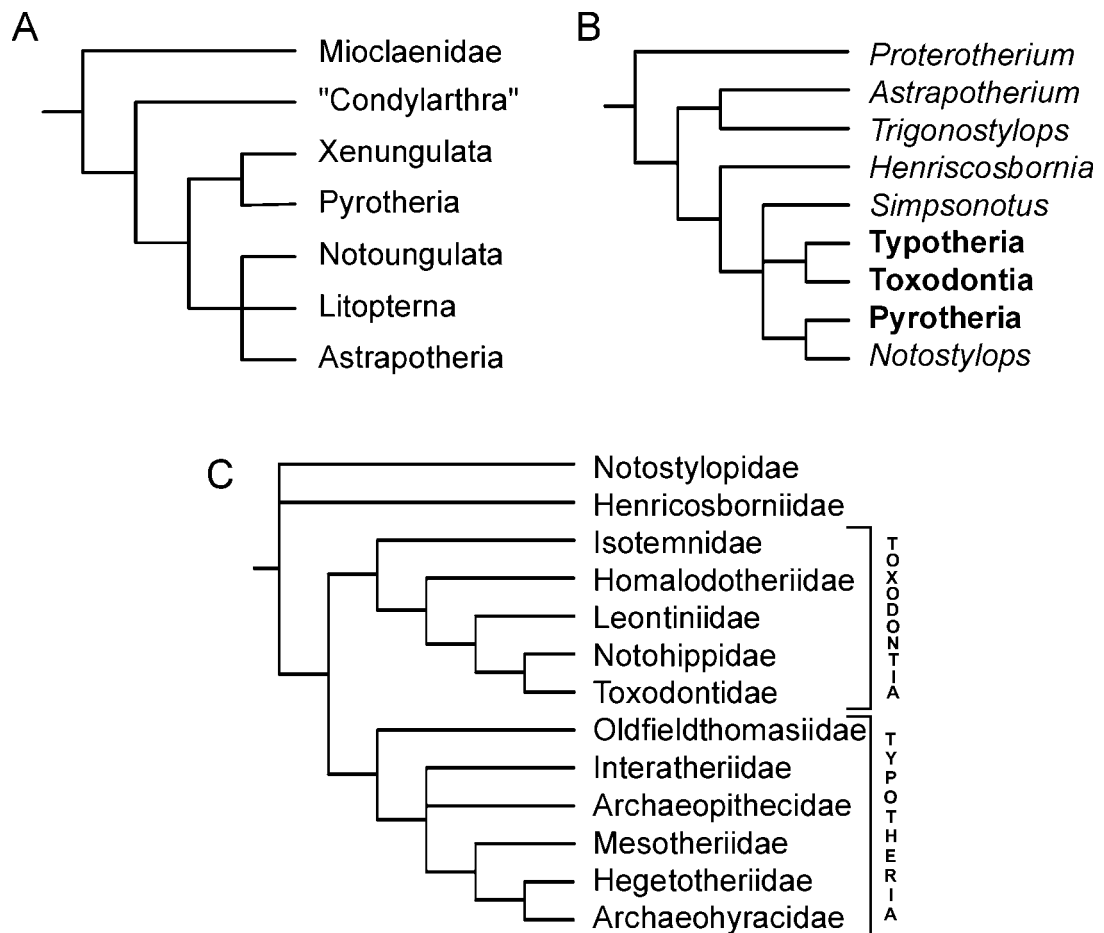


Figura I.11. Hipótesis de relaciones filogenéticas de los ungulados sudamericanos. **A.** simplificado de Gelfo *et al.* (2008). **B.** simplificado de Billet (2010). **C.** según Cifelli (1993).

De acuerdo con Cifelli y Soria (1983), Cifelli (1993) y de Muizon y Cifelli (2000) los Litopterna comprenden un clado monofilético derivado dentro de los Panameriungulata (Figura I.12). Sin embargo Billet (2010), en su estudio centrado en los Pyrotheria, sugiere que la monofilia de los Litopterna debe ser revisada.

Desde las hipótesis filogenéticas de Cifelli (1993), los Astrapotheria han sido considerados un grupo monofilético. Según Billet (2010) Astrapotheria representa el grupo hermano de los Notoungulata (Figura I.11C). Un trabajo reciente de (Kramarz y Bond 2009), sostiene la monofilia de los Astrapotheriidae constituido por las subfamilias monofiléticas Astrapotheriinae (incluyendo al género santacrucense *Astrapotherium*) y Uruguaytheriinae (Figura I.13)

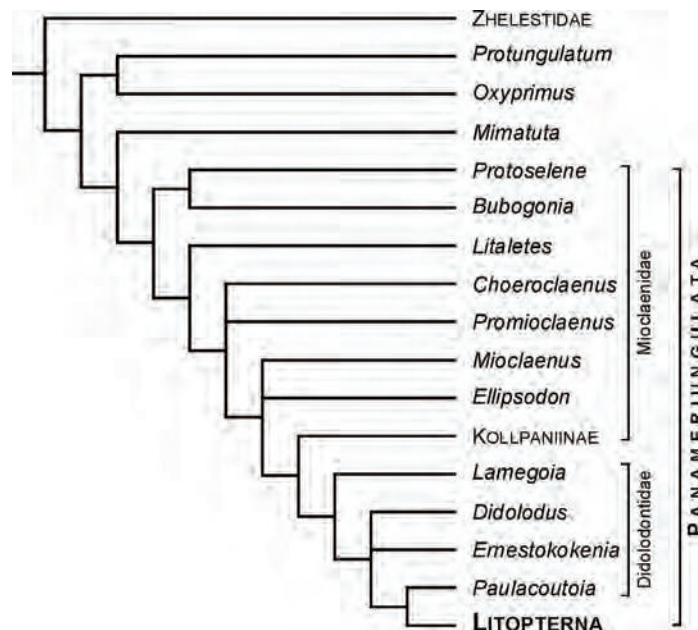


Figura I.12. Modificado y simplificado de De Muizon y Cifelli (2000). El clado Litopterna resaltado en **negrita**.

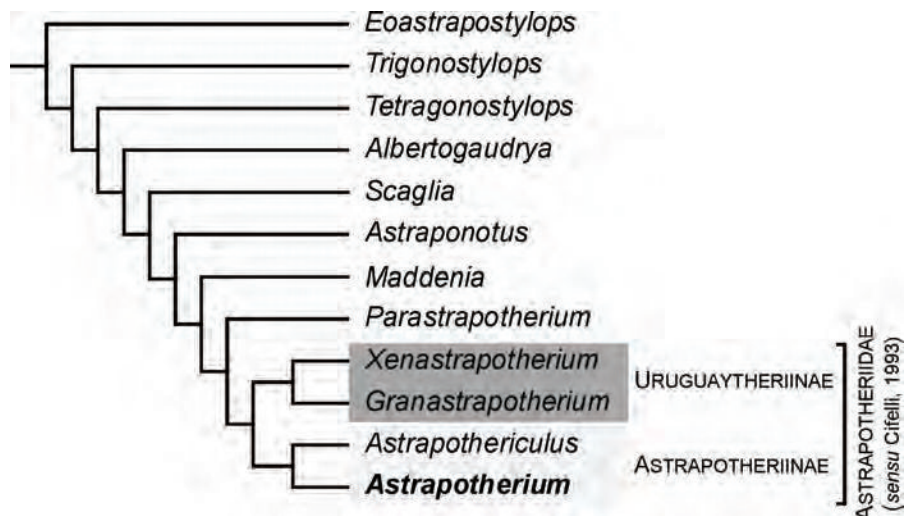


Figura I.13. Modificado de Kramarz y Bond (2009). El género santacrucense *Astrapotherium* resaltado en **negrita**.

Estudios más inclusivos para determinar la relación entre los órdenes y su posición dentro de los Mammalia son aún escasos. Uno de los trabajos pioneros en sistemática filogenética que analizó las relaciones entre los ungulados nativos sudamericanos fue el realizado por Cifelli (1993). Posteriormente, De Muizon y Cifelli (2000) reconocen la monofilia de los Litopterna y los ubica como el clado más derivado de los Panameriungulata, que incluye formas norteamericanas (*i.e.*, Mioclaenidae) como taxones basales. Más

recientemente, Billet (2010) en su análisis basado en *Pyrotherium* Ameghino, incluye también a los Notoungulata, Astrapotheria y Litopterna y reconoce la monofilia de Notoungulata y Astrapotheria, pero cuestiona la monofilia de los Litopterna. Sin embargo, los pocos estudios que han intentado analizar la posición de estos órdenes dentro de Mammalia no son concluyentes. Horovitz (2004), en su análisis basado en elementos postcraneos, presenta una hipótesis de relaciones filogenéticas que no soporta la monofilia de los Condylarthra holárticos y propone un origen polifilético para los ungulados de América del Sur (Figura I. 14).

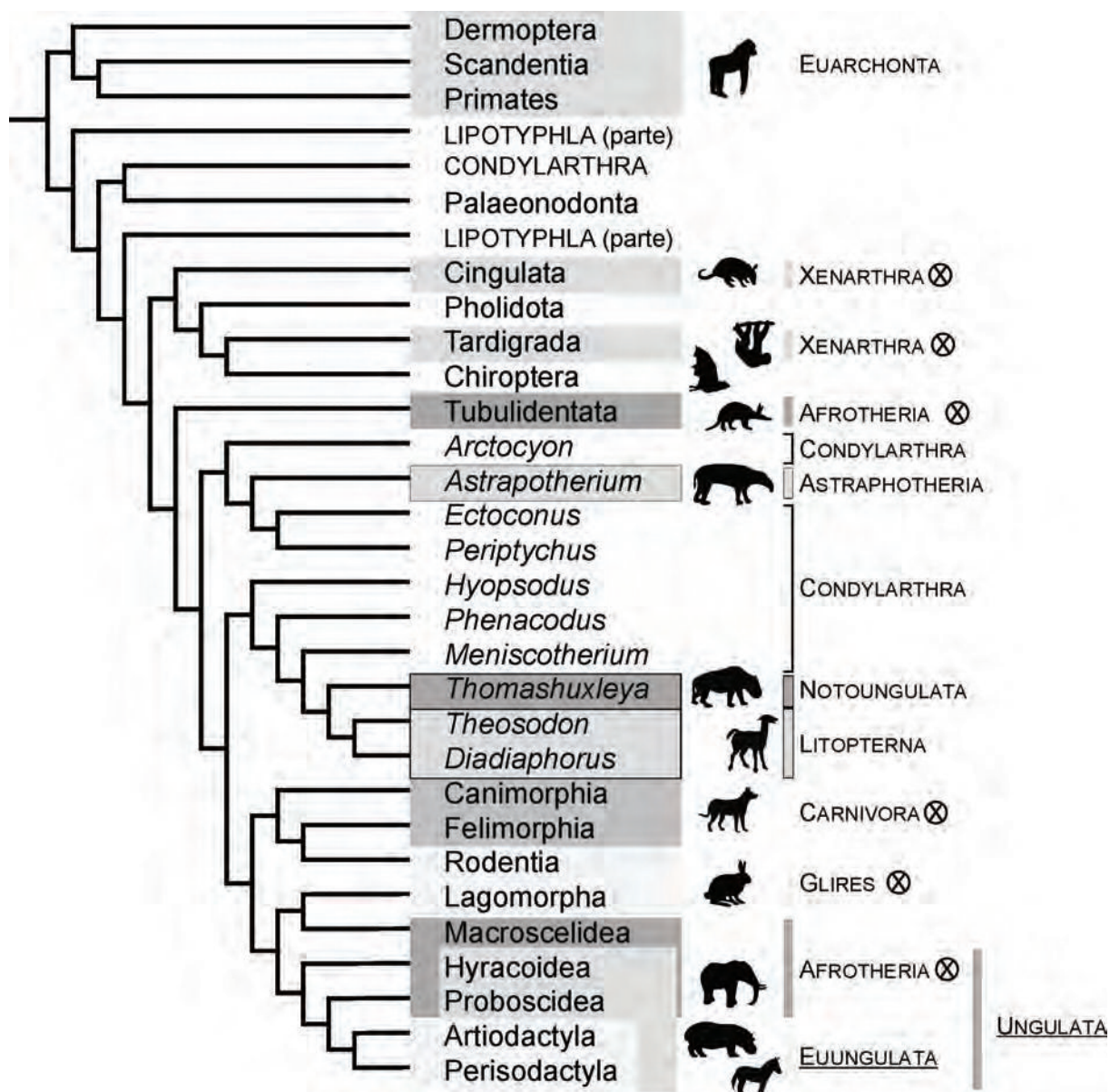


Figura I.14. Modificado de Horovitz (2004). Clados supraordinales monofiléticos soportados por estudios moleculares que no se recuperan están marcados con X. Clados monofiléticos soportados por estudios morfológicos subrayados.

En el esquema filogenético de Horovitz (2004) los Litopterna, representados por los taxones santacruceses *Diadiaphorus* y *Theosodon*, son el grupo hermano de los Notoungulata, representados por *Thomashuxleya* Ameghino. Estos, junto a parte de los Condylarthra, resultan el grupo hermano del clado constituido por Artiodactyla, Perissodactyla, Rodentia, Lagomorpha, Carnivora e Hiracoidea entre otros (Figura I. 14). Los Astrapotheria se ubican en un clado junto a otros condilartros como el grupo hermano de los dos clados antes mencionados. Si bien esta hipótesis ubica a los ungulados sudamericanos muy alejados de los artiodáctilos y perisodáctilos, no recupera la monofilia de grupos supraordinales mayormente aceptados en los estudios moleculares (Xenarthra, Afrotheria, Laurasiatheria y Euarchontoglires; Bininda-Emonds *et al.* 2007; Prasad *et al.* 2008; Asher y Helgen 2010; y referencias allí citadas), aunque recupera grupos internos como Euarchonta constituido por Dermoptera, Primates y Scandentia (Beck *et al.* 2006).

Dado que no está claro si los taxa de ungulados nativos de América del Sur forman un grupo monofilético y tampoco su ubicación dentro de Mammalia, en esta tesis se sigue el esquema sistemático de McKenna y Bell (1997) para los grandes grupos y para cada suborden los esquemas propuestos por los especialistas de cada grupo. La monofilia de los notoungulados se ha mantenido desde las hipótesis filogenéticas de Cifelli (1993). Para los Toxodontidae se sigue el esquema propuesto por Nasif *et al.* (2000). Para los notoungulados rodentiformes, tradicionalmente incluidos en dos subórdenes, Typotheria y Hegetotheria (McKenna y Bell 1997), se sigue el esquema propuesto por Reguero y Prevosti (2010), que incluye dentro de Typotheria a las familias: Interatheriidae, Mesotheriidae, Archaeohyracidae y Hegetotheriidae (estas dos últimas anteriormente incluidas en Hegetotheria). Para los Litopterna se sigue el esquema propuesto por Soria (2001) quien mantiene para los taxones aquí considerados, en las categorías por encima del nivel genérico, la propuesta de Cifelli (1983).

Puesto que las revisiones sistemáticas a nivel específico de los ungulados santacruceses son escasas y que mayormente la unidad de trabajo para los estudios paleobiológicos a desarrollar en esta tesis es el género (véase Cap. III. Métodos), se provee una lista sistemática hasta este nivel.

Mirorder MERIDIUNGULATA McKenna, 1975

Orden NOTOUNGULATA Roth, 1903

Suborden TOXODONTIA Owen, 1853

Familia Toxodontidae Gervais, 1847

Subfamilia Nesodontinae Simpson, 1945

Adinotherium Ameghino, 1887

Nesodon Owen, 1846

Familia Homalodotheridae Gregory, 1910

Homalodotherium Flower, 1873

Suborden TYPOTHERIA Zittel, 1892

Familia Interatheriidae Ameghino, 1887

Subfamilia Interateriinae Simpson, 1945

Interatherium Ameghino, 1887

Protypotherium Ameghino, 1887

Superfamilia Typotherioidea Reguero y Castro 2004

Familia Hegetotheriidae Ameghino, 1894

Hegetotherium Ameghino, 1887

Subfamily PACHYRUKHINAE Kraglievich, 1934

Pachyrukhos Ameghino, 1885

Orden LITOPTERNA Ameghino, 1889

Suborden Lopholipterna Cifelli, 1983

Familia Proterotheriidae Ameghino, 1887

Subfamilia Proterotheriinae, Simpson, 1945

Anisolophus Burmeister, 1885

Diadiaphorus Ameghino, 1887

Tetramerorhinus Ameghino, 1894

Thoatherium Ameghino, 1887

Familia Macraucheniidae Gervais, 1855

Subfamily Cramaucheniinae Ameghino, 1902

Theosodon Ameghino, 1887

Orden ASTRAPOTHERIA Lydekker, 1894

Familia Astrapotheriidae Ameghino, 1887

Astrapotherium Burmeister, 1879

I.3.4. PALEOBIOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Dada la singularidad y calidad del registro de mamíferos de la Formación Santa Cruz, resulta llamativa la escasez de hipótesis paleobiológicas editas basadas en análisis profundos de la morfología, ya sean funcionales, de biomecánica o ecomorfología de las formas santacrucenses. Particularmente, entre los autores nacionales se pueden mencionar, las contribuciones de Tauber (1996) sobre dieta en *Protypotherium* y de Ortiz-Jaureguizar (2003) sobre marsupiales paucituberculados, las tesis de licenciatura Zimicz (2004) en marsupiales y de Villafañe (2005) en proterotéridos y la doctoral de Pérez (2010) sobre roedores eocárdidos. Como así también los trabajos sobre el aparato masticatorio de los armadillos, perezosos y primates generados por el grupo de trabajo del cual formo parte (Vizcaíno 1994; Vizcaíno y Fariña 1994, 1997; Vizcaíno y Bargo 1998; Vizcaíno *et al.* 2006b; Bargo *et al.* 2009; Perry *et al.* en prensa) y una aproximación integral a la paleobiología de los armadillos santacrucenses (Vizcaíno *et al.* 2006a). También existen presentaciones preliminares sobre ecomorfología del aparato masticatorio en ungulados (Cassini *et al.* 2007; Mendoza *et al.* 2007; Cassini *et al.* 2008; Cassini 2009) y sobre los hábitos alimentarios de primates (Kay *et al.* 2005; Perry *et al.* 2007).

En otros trabajos se ha estudiado la evolución de la fauna de mamíferos sudamericanos en un contexto geobiótico Pacual *et al.* (1996); Ortiz-Jaureguizar y Cladera (2006). Pascual y Ortiz-Jaureguizar (1990) examinaron los cambios faunísticos de los mamíferos cenozoicos de América del Sur a través de los porcentajes de especies herbívoras con diferentes alturas de las coronas dentarias. Como unidad cronológica utilizaron las Edades-mamífero de América del Sur. Incluyeron las faunas Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucense colectivamente como el "ciclo faunístico Patagónico" y dentro de éste reconocieron dos subciclos: Deseadense y Pansantacrucense. El último, incluye a las Edades Mamífero Colhuehuapense y Santacrucense, que se extiende a partir de aproximadamente los 20 Ma hasta alrededor de los 16 Ma, constituyendo un período de unos 4 millones de años. Estos autores reconocieron cuatro categorías de alturas dentarias, desde molares de coronas bajas con raíces, a molares de coronas altas, sin raíces y de crecimiento continuo: braquiodontes, mesodontes, protohipsodontes y euhipsodontes. Según su análisis, hacia el comienzo del ciclo Faunístico Patagónico (Oligoceno tardío), muchas familias de mamíferos habían evolucionado molares protohipsodontes e euhipsodontes, un fenómeno que atribuyeron al aumento en el número de especies pastadoras que evolucionaron conjuntamente con la expansión de los pastizales en latitudes medias de Patagonia. Otros cambios se

observan entre los subciclos Deseadense y Pansantacrucense: los géneros braquiodontes se reducen del 15% al 6%, los taxones mesodontes aumentan de 31% a 48%, las formas protohipsodontas disminuyen ligeramente de 31% a 23% y los taxones euhipsodontes permanecen en un 23%. Los autores atribuyen estos cambios a un equilibrio cambiante de hábitats de pastizales y bosques proporcionados por una sabana parque (Webb 1978).

Estos análisis, aunque útiles en términos generales, carecen del tipo de precisión estratigráfica y cronológica tan valiosa para la comprensión de las condiciones ecológicas en un lugar determinado y dentro de un estrecho rango de tiempo. Como fue mencionado previamente, la Formación Santa Cruz ofrece una oportunidad única para la reconstrucción de la estructura de una paleocomunidad de mamíferos de América del Sur con un control estratigráfico y geográfico preciso. Tauber (1997b) realizó una primera contribución, sugiriendo una disminución general en la diversidad de taxones y un aumento en el porcentaje de las formas hipsodontes desde los niveles más inferiores hacia los superiores de la Formación Santa Cruz junto con un deterioro climático durante la depositación del Miembro inferior de dicha Formación.

Posteriormente, un trabajo en el que se consideró el tamaño y el rol biológico de mamíferos cenozoicos sudamericanos, sugirió que el modelo paleoecológico de la fauna de mamíferos santacrucenses no seguía los modelos que se describen para faunas actuales. Croft (2001) utilizó cenogramas (un análisis del tamaño corporal de los vertebrados dentro de una comunidad; Valverde 1964) para interpretar las condiciones paleoambientales en algunos de los ensambles más conocidos de mamíferos fósiles de América del Sur del Eoceno al Pleistoceno. Estos fueron luego comparados con interpretaciones más tradicionales (basadas en adaptaciones craneodentales y postcraneales de herbívoros) para juzgar la congruencia entre los diferentes métodos de reconstrucción paleoambiental. Este autor incluyó las biozonas de *Protypotherium attenuatum* y *Protypotherium australe* de Tauber (1997a). Encontró que eran muy similares, lo que sugiere que no presentan características ambientales diferentes. Aunque suele interpretarse como un hábitat de "mezcla" debido a la presencia de por lo menos un primate arborícola (*Homunculus*) además de muchos mamíferos supuestamente adaptados a la sabana, las estadísticas del cenograma sugieren que el área era más húmeda y menos abierta de lo que se pensaba anteriormente (e.g., Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990). La falta de diferenciación entre estas dos biozonas es notable porque contrasta con la sugerencia de Tauber (1997b, 1999) basadas sobre varias líneas de evidencia faunística. De acuerdo con este último, el clima se había vuelto menos húmedo y el ambiente más "abierto" durante este intervalo, es decir, con menos árboles. En todo caso, el análisis de

Croft (2001) sugiere precipitaciones ligeramente mayores en la Zona superior (*P. australe*), según lo indicado por la pendiente de los mamíferos de tamaño mediano. Otra observación del estudio de Croft (2001), fue la "naturaleza empobrecida del paleogremio carnívoro en América del Sur" antes del Gran Intercambio Biótico Americano (Croft 2001; p. 283), con sólo un mamífero depredador en la zona de *P. attenuatum*, y dos en la zona de *P. australe*. Esta hipótesis necesita ser puesta a prueba con trabajos específicos de paleobiología (e.g., Vizcaíno *et al.* 2006a para armadillos).

Fariña (1996) proporciona un enfoque diferente para analizar la estructura de la paleocomunidad de mamíferos aplicando una relación ecológica general entre la densidad poblacional y el tamaño corporal (Damuth 1981, 1987, 1991). Desde el trabajo pionero de Kleiber (1932) y adiciones más recientes (McNab 1980; Peters 1983, entre otros) se ha establecido que tamaño del cuerpo se relaciona con la tasa metabólica basal (véase White y Seymour 2005 para una revisión detallada). Utilizando este cuerpo de conocimientos, Fariña (1996) evaluó la abundancia de mamíferos herbívoros y carnívoros de más de 10 kg que Tonni *et al.* (1985) citan para la fauna local Luján (Pleistoceno tardío –Holoceno temprano). El mismo método fue utilizado para examinar las características paleoecológicas de un importante cambio faunístico a medianos del Plioceno datado en ca. 3,3 Ma (Vizcaíno *et al.* 2004). Aunque este enfoque se basa en aproximaciones más bien generales, proporciona una herramienta para comparar diferentes faunas extinguidas para generar o identificar hipótesis de trabajo que se analizarán con métodos más específicos.

Más recientemente, Vizcaíno *et al.* (2010) utilizaron la misma aproximación para generar una reconstrucción hipotética preliminar de la estructura de la comunidad de mamíferos santacrucenses, evaluar el supuesto empobrecimiento del paleogremio de carnívoros, e identificar nuevas hipótesis de trabajo sobre esta comunidad. Basándose en una intensa tarea de trabajo de campo, estos autores generaron una base de datos con un preciso control geográfico y estratigráfico, y clasificaron taxonómica y biológicamente unos 390 ejemplares de dos localidades: Campo Barranca (CB) y Puesto Estancia La Costa (PLC). En dicho trabajo, cada especie fue catalogada como herbívora o carnívora, su masa corporal estimada y se calcularon los siguientes parámetros: densidad de población, biomasa en pie, tasa metabólica y productividad primaria y secundaria. Según los resultados obtenidos, el modelo predice un desequilibrio en ambas faunas (CB y PLC), que se puede ver mediante la comparación de la productividad secundaria del ecosistema y de los requerimientos energéticos de los carnívoros en el mismo. Mientras que en CB, la diferencia entre ellos es de seis veces, en PLC esta diferencia es menor, siendo la productividad secundaria en torno a

tres veces y media la de los requisitos de los carnívoros. Si se combinan ambas localidades, la diferencia se eleva a alrededor de cuatro veces en favor de la productividad secundaria.

I.4. PALEOBIOLOGÍA: MARCO TEÓRICO Y DEFINICIONES

La presente tesis se enmarca en el contexto teórico de la morfología funcional y la ecomorfología. Los métodos utilizados dentro de este marco teórico se apoyan en el supuesto de que existe una estrecha relación entre la forma del esqueleto y las funciones que éste desempeña, como así también las adaptaciones ecológicas implicadas (véase Dressino y Lamas 2003 para una discusión epistemológica detallada). Como fue mencionado antes, el principal objetivo los enfoques paleobiológicos es reconstruir la biología y ecología de los organismos extintos a partir de los fósiles disponibles (Jackson y Erwin 2006). Para ello es necesario contar con especímenes al menos parcialmente completos y muy bien conservados.

Para abordar el estudio de la paleobiología se ha establecido un protocolo básico de estudios paleobiológicos en la formulación de hipótesis sobre modos de vida de vertebrados fósiles. Dicho protocolo implica la definición de tres atributos biológicos fundamentales y necesarios para la caracterización biológica de cualquier animal: tamaño, dieta y uso del sustrato/tipo de desplazamiento (Andrews *et al.* 1979; Van Couvering 1980; Reed 1998; Vizcaíno *et al.* 2006a; Vizcaíno *et al.* 2008). El estudio morfológico de los aparatos mandibular y locomotor permite interpretar los movimientos para los que éstos están mejor diseñados (Plotnick y Baumiller 2000). Los análisis sobre masticación sirven para formular hipótesis acerca de la dieta del organismo portador (De Iuliis *et al.* 2000; Bargo y Vizcaíno 2008). Los análisis sobre el aparato locomotor permiten hipotetizar su tipo de desplazamiento o preferencia en el uso del sustrato: corredor, saltador, cavador, arborícola, etc. (Elissamburu 2004, 2010; Shockey *et al.* 2007). Este tipo de aproximación fue empleada en una importante localidad portadora de mamíferos fósiles en el norte del continente, como es La Venta (Mioceno medio) en Colombia (Kay y Madden 1997). Para completar este protocolo se utilizan herramientas metodológicas propias de la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología. La morfología funcional analiza de que manera la forma causa, permite o restringe las funciones que puede realizar un organismo; la biomecánica analiza las relaciones entre forma y función de los organismos utilizando los principios de la física y la ingeniería;

finalmente, la ecomorfología analiza la forma y función en relación con el ambiente (Plotnick y Baumiller 2000).

I.4.1. FORMA Y FUNCIÓN

Tal como fue definida por Koehl (1996) morfología se refiere a un organismo y su estructura cualquiera sea el nivel de organización, desde molecular a orgánico. Asimismo, es imprescindible vincular los aspectos morfológicos con la función que tales estructuras realizaban, realizan, o podrían realizar. Para ello deben discriminarse los términos “*función*” y “*rol biológico*”. De acuerdo a lo sugerido por Plotnick y Baumiller (2000) utilizaremos las definiciones de los siguientes términos, propuestos originalmente en inglés, por Bock y von Wahlert (1965) con el término equivalente en castellano:

Rasgo (*feature*): cualquier parte de un organismo, incluyendo la morfología, comportamiento, fisiología; las estructuras de un organismo y sus aspectos morfológicos.

Forma (*form*): la apariencia, configuración, composición de un rasgo sin incluir el tamaño.

Función (*function*): lo que un rasgo hace o como funciona. Incluye las propiedades físicas y químicas emergentes de su forma.

Facultad (*faculty*): es la combinación de una forma dada y una función particular. Esto constituye el “complejo forma y función”. Por lo tanto facultad es definida como “lo que un rasgo es capaz de hacer en la vida del organismo”

Rol biológico (*biological role*): cómo el organismo utiliza la facultad durante su vida en el contexto de su ambiente. La misma facultad puede tener múltiples roles biológicos. De acuerdo con Bock y von Wahlert (1965) el rol biológico no puede ser inferido (predicho) y debe ser observado directamente. Este término se corresponde con el significado de “hábitos de vida”.

Utilizando el paradigma de correlación entre forma y función, dentro del marco teórico de la morfología funcional, los pasos metodológicos son: describir la *forma*, modelar o inferir la *función*, generar hipótesis sobre las *facultades* y especular sobre el *rol biológico*.

Según Bock y von Wahlert (1965) existen varias aproximaciones metodológicas aplicables en los análisis funcionales.

Filogenéticas – de acuerdo a Savazzi (1999) son aproximaciones comparativas e inductivas para la interpretación de función en los fósiles. Se realizan comparando estructuras

homólogas en fósiles y actuales. Esto requiere la utilización de filogenias y la optimización de caracteres entre los taxa. Cuando las estructuras y funciones son únicas (autamorfias) en los fósiles no se dispone de información desde el marco de referencia. En muchos casos, estructuras homólogas en taxones cercanamente emparentados poseen funciones diferentes, por lo tanto, cuanto más alejados estén los taxones es más factible que la relación entre estructura y *función* se rompa Lauder (1995).

Analogías – se acude a este principio cuando no se encuentran homologías adecuadas. Se busca un análogo, preferentemente biológico, y a esto se le conoce como la “correlación forma función” de Radinsky (1987). Cuando no se encuentran análogos biológicos se recurre a análogos mecánicos. Esta analogía funcional (ya sea biológica o mecánica) debe ser corroborada mediante evidencia indirecta.

Biomecánica – examina la interrelación entre las estructuras biológicas y los procesos físicos permitiendo la cuantificación de las propiedades funcionales de las primeras y evaluar sus efectos en la facultad y el rol biológico. La biomecánica no requiere de homólogos vivientes, análogos mecánicos o biológicos (Radinsky 1987), sin embargo, puede sugerirse alguno como punto de partida.

En un comienzo las comparaciones fueron del tipo cualitativo. Posteriormente, la cuantificación de la forma y, más recientemente, el desarrollo de técnicas estadísticas (univaridas y multivariadas), como así también las técnicas de aprendizaje computacional, permitieron el avance de los estudios ecomorfológicos y biomecánicos. Por ejemplo, White (1949) interpretó cualitativamente que la altura relativa de la corona dentaria (hipsodoncia) de los équidos del Mioceno de Norteamérica se desarrollaba en respuesta a un desequilibrio endocrino debido al alto consumo de minerales. Posteriormente, surgieron enfoques cuantitativos (por ejemplo: Van Valen 1960; Janis 1988; Williams y Kay 2001; Strömberg 2006; Mendoza y Palmqvist 2008) en los que se relacionó el índice de hipsodoncia (IH) con hábitos pastadores y/o el forrajeo en ambientes abiertos, generándose un gran debate en torno a la interpretación funcional de dicho rasgo. Billet *et al.* (2009) a resumieron los factores que favorecen el incremento de la hipsodoncia en dos hipótesis alternativas o complementarias: (1) aumento del esfuerzo masticatorio y (2) aumento del consumo de abrasivos.

Un avance comparable se produjo en las interpretaciones de las funciones de los rasgos cráneo-mandibulares de ungulados artiodáctilos y perisodáctilos, que se iniciaron con observaciones cualitativas (*e.g.*, morfología de los incisivos; Boué 1970) luego corroboradas cuantitativamente por diversos autores (Gordon y Illius 1988; Janis y Ehrhardt 1988; Pérez-Barbería y Gordon 2001). Más recientemente, los enfoques reorientan hacia una perspectiva multivariada, en la que los rasgos no son evaluados separadamente, sino que se analizan en conjunto para formular patrones de relaciones entre rasgos morfológicos (y su interrelación) y atributos ecológicos (véase por ejemplo: Spencer 1995; Pérez-Barbería y Gordon 1998, 1999; Mendoza *et al.* 2002; Mendoza 2005; Merino *et al.* 2005) lo cual ya entra en el ámbito de la ecomorfología.

I.4.2. ECOMORFOLOGÍA

El primero en formalizar el concepto de *ecomorfología* con el nombre de morfología ecológica, fue Cornelis Van der Klaauw (1948), definiéndola como el estudio de las relaciones entre morfología del organismo y su ambiente. El término se usó originalmente para explicar la variación en diseño (morfología y fisiología). A partir de una serie de trabajos de Van der Klaauw en los que desarrolla la Teoría Craneana Funcional, se consigue vincular de una forma más precisa la relación entre forma, función y presiones ambientales (Dressino y Lamas 2003). Si bien el término se usó originalmente para explicar la variación en diseño (entendiendo como tal la morfología y fisiología) la mayor parte de los enfoques hacen referencia a la morfología.

Los estudios ecomorfológicos se proponen cuantificar la variación de *forma* de los organismos y evaluar los patrones de la variación morfológica. En particular se busca relacionar y/o explicar la proporción de variación que pueda ser atribuida al ambiente (adaptación a una tarea funcional impuesta por el mismo) y en la historia (ontogenia y filogenia). La premisa básica de la ecomorfología coincide con el *Principio de Correlación de Cuvier*. Ambas asumen que la variación de la *forma* del organismo está correlacionada con la acción de diferentes presiones ambientales y biológicas (Wainwright 1991), recurriendo a la selección natural y la adaptación para explicar el ajuste al ambiente. Cuando el ambiente impone restricciones a la morfología y a la ecología de los organismos, se puede predecir la relación entre forma y función (Karr y James 1975).

En los estudios paleobiológicos se pueden seguir dos pasos, que se pueden ejemplificar (debido a la aplicación de métodos multivariados y por utilizar la ecomorfología

para la caracterización trófica) con el trabajo pionero en bóvidos africanos de Spencer (1995). En el primero, esta autora realiza de un análisis de la correlación entre los rasgos morfológicos (variables cráneo-dentales) y ecológicos (composición de la dieta y preferencia de hábitat) mensurables a nivel de comunidades. En el siguiente paso Spencer (1995) utiliza los patrones detectados para inferir los aspectos ecológicos de las especies de bóvidos extintas.

Gould y Vrba (1982) diferencian un rasgo adaptativo (modelado por la selección natural en tiempos evolutivos que mejoran la aptitud del organismo) de las exaptaciones, las que mejoran la aptitud del organismo pero que no necesariamente evolucionaron para cumplir con dicha función. Arnold (1983), propuso que para testear las hipótesis de adaptación debe seguirse un análisis en niveles que permita evaluar la variación en forma (resultante a su vez de variación genética = heredable) que resulte en variación de la eficiencia biológica “*fitness*”. Por lo tanto, en el proceso predictivo de las aproximaciones paleoecológicas basadas en la ecomorfología, deben ser consideradas como hipótesis a validar. Para ello se recurre a la morfología funcional (y especialmente a la biomecánica) para evaluar la relación entre la variación de forma y el desempeño (“*performance*”) para diferenciar aquellas “funciones ecológicamente relevantes” de los conflictos de diseño (Huey y Kingsolver 1989).

Como se mencionó anteriormente, en las aproximaciones ecomofológicas es de suma importancia evaluar la proporción de variación debida a la historia de vida de los organismos (ontogenia y filogenia). Las evaluaciones de las tendencias alométricas en un contexto filogenético permiten detectar posibles patrones de evolución dentro de un grupo. Las formas santacrucenses proveen una muestra inusual para estudios ontogenéticos debido a la disponibilidad de series ontogenéticas completas (Figura I.15). Trabajos de campo recientes (Vizcaíno *et al.* 2006a; Vizcaíno *et al.* 2010) suministraron una gran colección de cráneos, en particular de nesodontinos, que junto a las otras ya existentes (véase Cap. II. Materiales) brindan una excelente serie ontogenética tanto para *Adinotherium* como para *Nesodon*.

En los estudios ecomorfológicos en los que se discriminan las variaciones de forma debida a la historia filogenética del grupo, se debe tomar en cuenta qué proporción de la variación puede explicarse por ancestralidad común. En los últimos años, se han propuesto un gran número de aproximaciones metodológicas del campo de la biología comparativa para alcanzar dicho objetivo (*e.g.*, Felsenstein 1985; Garland Jr *et al.* 1993; Grafen 1995; Ackerly 2000; Giannini 2003; Garland Jr *et al.* 2005). Estos métodos se proponen suplir a los análisis estadísticos paramétricos cuyos supuestos no se cumplen por falta de independencia de la muestra, debido a que las especies biológicas comparten una historia evolutiva y no son

sucesos independientes. Sin embargo, otros autores señalan que la necesidad de incorporar la información filogenética para lograr un análisis comparativo exitoso, depende de la naturaleza de las inferencias que se pretenden realizar (Sanford *et al.* 2002; Quader *et al.* 2004). De acuerdo con Sanford *et al.* (2002) las aproximaciones que buscan identificar y explicar las variaciones relacionadas con las relaciones filogenéticas deberían formar parte de un marco separado de la biología comparativa, ya que en esta última se utiliza el conocimiento de un organismo para guiar el estudio del otro. Sin embargo, la razón por la cual no fueron aplicados en esta tesis, escapan a la discusión antes mencionada y se fundamentan, tal como fuera expuesto en la sección de Filogenia y taxonomía, en que no están resueltas las relaciones filogenéticas entre los ungulados santacrucenses y con el resto de los mamíferos, en particular con los “ungulados” que se utilizaron como modelo de referencia. Por tal motivo, a lo largo de esta tesis las menciones y comparaciones con la muestra de referencia utilizada como guía para el estudio de los ungulados santacrucenses quedan enmarcadas en el concepto de *analogía* tal como fue definido más arriba en la sección de Forma y Función.

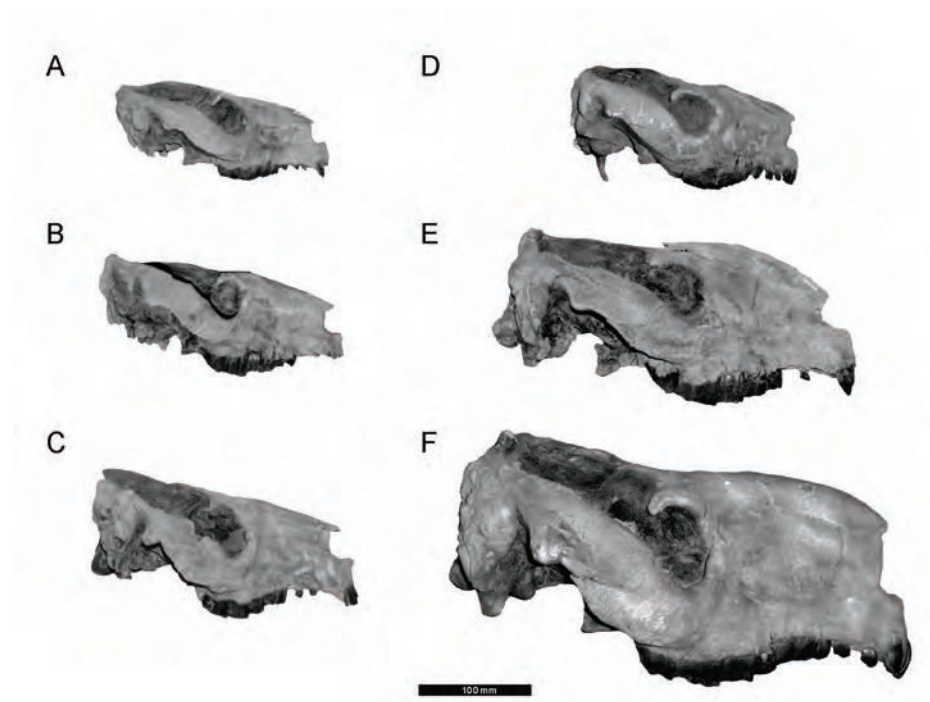


Figura I.15. Tres estadios ontogenéticos de *Adinotherium ovinum* y *Nesodon imbricatus*. **A.** juvenil de *Adinotherium* (MPM-PV 3541); **B.** subadulto de *Adinotherium* (MPM-PV 3666); **C.** adulto de *Adinotherium* (MPM-PV 3532); **D.** juvenil de *Nesodon* (YPM-PU 15354); **E.** subadulto de *Nesodon* (MPM-PV 3669); **F.** Adulto de *Nesodon* (YPM-PU 15252). Escala 100 milímetros.

II. MATERIALES

II.1. ACRÓNIMOS

AMNH: American Museum of Natural History, New York, USA.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

MPM-PV: Museo Regional Provincial “Padre M. J. Molina”, Río Gallegos, Argentina.

YPM-PU: Yale Peabody Museum, Princeton University, New Haven, USA.

WAM: Western Australian Museum, Perth, Australia.

II.2. MATERIALES

II.2.1. ESPECÍMENES ACTUALES

Históricamente los ungulados fósiles sudamericanos han sido comparados con los ungulados actuales de origen boreal, principalmente Artiodactyla y Perissodactyla (véase Cap. I. Introducción). Por tal motivo, en este trabajo se utilizaron especies de ambos grupos como punto de referencia y se incorporó como grupo de prueba a los Procaviidae (Hyracoidea: Afrotheria) y Macropodidae (Diprotodontia: Marsupialia). La muestra está compuesta por 624 individuos pertenecientes a 91 géneros actuales de los órdenes, Artiodactyla, Perissodactyla, Hyracoidea y Diprotodontia con el objetivo de incluir la mayor diversidad de mamíferos herbívoros (Apéndice I). Los 624 especímenes actuales quedaron distribuidos de la siguiente manera: 443 Artiodactyla (cuatro Antilocapridae, ocho Giraffidae, tres Moschidae, nueve Hippopotamidae, 29 Tayassuidae, 35 Suidae, siete Tragulidae, 45 Camelidae, 200 Bovidae – seis Aepycerotinae, 21 Alcelaphinae, 26 Antilopinae, 28 Bovinae, 71 Caprinae, 14 Cephalophinae, 14 Hippotraginae y 20 Reduncinae–, 103 Cervidae –73 Capreolinae, 23 Cervini y siete Muntiacini–), 43 Perissodactyla (20 Equidae, seis Rhinocerotidae y 17 Tapiridae), 25 Hyracoidea (Procaviidae) y 113 Diprotodontia (Macropodidae).

Para la sección que trata sobre fisiología de la digestión se incorporaron mamíferos herbívoros de los órdenes Cingulata, Tardigrada, Rodentia, Artiodactyla, Perissodactyla, Hyracoidea, Proboscidea y Tubulidentata (Apéndice II) tomados de (Vizcaíno *et al.* 2006b).

II.2.2. ESPECÍMENES FÓSILES

Dado el marco ecomorfológico y morfofuncional de esta tesis, los análisis se centraron en aquellos especímenes más completos con buen estado de preservación. Así, la muestra quedó constituida por 88 especímenes, incluyendo aquellos que poseen solo cráneo, sólo mandíbula o ambas piezas, distribuidos de la siguiente manera: cuatro del Orden Astrapotheria, 17 del Orden Litopterna (tres Macraucheniidae y 14 Proterotheriidae) y 67 del Orden Notoungulata (33 Toxodontia y 34 Typotheria). Asimismo, otros 74 especímenes no tan completos fueron incorporados a los efectos de aumentar la muestra sólo para el cálculo de estimaciones de masa corporal. De este modo, la muestra general de ungulados Santacruceses quedó constituida por 160 especímenes que se listan a continuación.

ASTRAPOTHERIA Lydekker

ASTRAPOTHERIIDAE Ameghino

Astrapotherium Burmeister

Astrapotherium magnum (Owen)

AMNH 9278. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15142. Mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15261. Cráneo.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15332. Cráneo y mandíbula (especimen subadulto).

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15864. Mandíbula.

Localidad: Killik Aike - Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

LITOPTERNA Ameghino

MACRAUCHENIIDAE Gervais

Theosodon Ameghino

Theosodon garretorum Scott

YPM-PU 15164. Mandíbula (Tipo).

Localidad: Departamento Güer Aike – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15378. Mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Departamento Güer Aike – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Theosodon gracilis Ameghino

AMNH 9230. Cráneo.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 9297. Mandíbula (especimen subadulto).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Theosodon lallemanti Mercerat

YPM-PU 16002. Mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Patagonia.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Theosodon lydekkeri Ameghino

MACN-A 2487-90. Cráneo y Mandíbula (Tipo).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Formación Santa Cruz.

MACN-A 9269-88. Cráneo y mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Theosodon sp.

YPM-PU 16041. Cráneo.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

PROTEROTHERIIDAE Simpson

Anisolophus Burmeister

Anisolophus australis (Burmeister)

YPM-PU 15295. Mandíbula.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15368. Cráneo.

Localidad: Killik Aike – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15996. Mandíbula.

Localidad: 4 millas al Norte de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Anisolophus floweri (= *Licaphrium floweri*) (Ameghino)

YPM-PU 15309. Mandíbula (especimen subadulto).

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Diadiaphorus Ameghino

Diadiaphorus majusculus Ameghino

AMNH 9196. Mandíbula.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9270. Cráneo.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9291. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 2711-12. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 9180-82. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 9200-9208. Cráneo y mandíbula (Tipo de *Diadiaphorus robustus*).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM –PV 3658. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz. NF 7.(Tauber 1997a)

MPM-PV 3397. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Campo Barranca (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15799. Mandíbula.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Tetramerorhinus* AmeghinoTetramerorhinus cingulatum* (Ameghino)

MACN-A 5971. Cráneo (Tipo de *Tetramerorhinus fortis*).

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 8666. Cráneo (Tipo de *Proterotherium principale*).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM –PV 3493. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz. NF 5.3. (Tauber 1997a)

YPM-PU 15436. Mandíbula.

Localidad: Killik Aike - Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15732. Mandíbula.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Tetramerorhinus lucarius Ameghino

YPM-PU 15722. Mandíbula.

Localidad: Killik Aike - Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15997. Mandíbula (especimen juvenil). (Tipo de *Proterotherium cavum*).

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle– Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Tetramerorhinus mixtum (Ameghino)

MACN-A 8970-71. Cráneo y mandíbula (Tipo)

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Thoatherium minusculum Ameghino

AMNH 9245. Cráneo.

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 2958. Mandíbula.

Localidad: Monte Observación – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15169. Cráneo.

Localidad: Patagonia.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15236. Cráneo y mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15240. Cráneo.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15714. Mandíbula.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15719. Mandíbula (especimen subadulto).

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15721. Cráneo.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15724. Cráneo.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

NOTOUNGULATA Roth

TOXODONTIA Owen

Adinotherium Ameghino

Adinotherium corriguenense Ameghino

MACN-A 11689. Cráneo (Tipo)

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Adinotherium ovinum (Ameghino)

AMNH 9517. Mandíbula (especimen juvenil)

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9571. Cráneo.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 5352-53. Cráneo y mandíbula. (Tipo de *Adinotherium ferum*)

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 5354. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 923. Cráneo.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 926. Cráneo.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MLP 84-III-9-10. Cráneo (especimen subadulto).

Localidad: Estancia la Angelina. Punta Tigre – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM –PV 3541. Cráneo (especimen juvenil)

Localidad: Anfiteatro (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3543. Cráneo.

Localidad: Anfiteatro (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3575. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Campo Barranca (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3666. Cráneo y mandíbula (especimen subadulto).

Localidad: Campo Barranca (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3668. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Estancia La Costa – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3532. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: NF 6 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15003. Cráneo y mandíbula.

Localidad: 20 millas al Sur del Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15114. Cráneo (especimen juvenil).

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15118. Cráneo.

Localidad: Sur del Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15136. Mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur del Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15158. Mandíbula (especimen juvenil)

Localidad: Patagonia.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15382. Cráneo.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15493. Cráneo.

Localidad: Patagonia.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15983. Cráneo.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15986. Cráneo (especimen juvenil).

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15989. Cráneo.

Localidad: 8 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 56890. Cráneo (especimen juvenil).

Localidad: Departamento Güer Aike – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Adinotherium robustum (Ameghino)

AMNH 9497. Cráneo (especimen senil).

Localidad: Patagonia.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9532. Cráneo.

Localidad: Cobaredonda, 5 millas Norte del Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3476. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: contacto entre NF 5.3 y 6 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

Adinotherium sp.

AMNH 9141. Mandíbula.

Localidad: Cañadón de las Vacas – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9171. Cráneo.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9276. Cráneo (especimen juvenil).

Localidad: 7 millas sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 5346. Cráneo.

Localidad: Monte Observación – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 5348. Mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-SC 4355. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Monte Observación – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: NF 7 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

MLP 12-5. Cráneo.

Localidad: Río Santa Cruz – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3535. Cráneo.

Localidad: Anfiteatro (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

***Nesodon* Owen**

Nesodon cornutus Scott

YPM-PU 16012. Cráneo.

Localidad: Lago Pueyrredón – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Nesodon imbricatus Owen

AMNH 9192. Mandíbula.

Localidad: Desconocido.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 5145. Mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 5305. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 774-775. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MLP 12-250. Mandíbula (Tipo de *Protoxodon marmoratus*).

Localidad: Río Santa Cruz – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3659. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15000. Cráneo y mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15001. Cráneo y mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: 10 millas al Sur del Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15002. Cráneo y mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15135. Cráneo (especimen juvenil).

Localidad: 5 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15141. Cráneo.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15215. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15252. Cráneo.

Localidad: 5 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15256. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15260. Mandíbula.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15336. Cráneo y mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15354. Cráneo y mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Killik Aike - Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15400. Mandíbula.

Localidad: desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15492. Cráneo y mandíbula.

Localidad: 8 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Nesodon sp.

AMNH 9128. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9168. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9510. Mandíbula.

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

TYPOTHERIA Zittel

Interatherium Ameghino

Interaterium excavatum (Ameghino)

YPM-PU 15043. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Interatherium extensum (Ameghino)

AMNH 9299. Cráneo.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Interatherium robustum (Ameghino)

AMNH 9154. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Cañadón de las Vacas – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9284. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3469. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Estancia La Costa – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3471. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Anfiteatro (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz. NF 2.

MPM-PV 3527. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Anfiteatro (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3528. Mandíbula.

Localidad: Anfiteatro (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15100. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15293. Cráneo.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15296. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15300. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: 10 millas al Sur de la Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15401. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: Patagonia.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Interatherium sp

AMNH 9483. Mandíbula.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU -1502. Cráneo.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15554. Mandíbula.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15666a. Mandíbula (especimen juvenil).

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Protypotherium Ameghino*Protypotherium attenuatum* Ameghino

AMNH 9187. Cráneo y Mandíbula.

Localidad: 15 millas al Sur de Monte León – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 3991. Mandíbula (Paratipo de *Protypotherium leptcephalum*).

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15665. Cráneo.

Localidad: Killik Aike – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Protypotherium australe Ameghino

AMNH 9286. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9500. Cráneo.

Localidad: Cañadón de las Vacas – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9565. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MACN-A 3882. Cráneo. (TIPO)

Localidad: Monte Observación – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15189. Cráneo.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15357. Cráneo.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15363. Cráneo.

Localidad: Killik Aike - Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15589. Cráneo.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15598. Cráneo.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15828. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Killik Aike – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Protypotherium praerutilum Ameghino

MACN-A 3920-21. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15195. Cráneo.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15386. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Ría Coyle – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15650. Cráneo.

Localidad: Killik Aike - Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

Protypotherium sp

AMNH 9226. Cráneo.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9260. Cráneo.

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9482. Cráneo y mandíbula (especimen subadulto).

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9534. Cráneo.

Localidad: Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3470. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: NF 5.3 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3530. Mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: NF 5.3 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3531. Mandíbula.

Localidad: Campo Barranca (Kay *et al.* 2008) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3659. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: NF 5.3 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

HEGETOTHERIIDAE Ameghino

Hegetotherium Ameghino

Hegetotherium mirabile Ameghino

AMNH 9156. Cráneo.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9159. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9223. Cráneo.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

MPM-PV 3526. Cráneo.

Localidad: Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike) – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: NF 5.3 (Tauber 1997a), Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15298. Mandíbula.

Localidad: Desconocida.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15542. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Killik Aike – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

***Pachyrukhos* Ameghino**

Pachyrukhos moyani Ameghino

AMNH 9219. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Estancia Halliday – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

AMNH 9283. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Estancia Felton – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15743. Cráneo.

Localidad: 4 millas al este de Killik Aike – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15744. Cráneo y mandíbula.

Localidad: Killik Aike – Río Gallegos – Provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz.

III. MÉTODOS

III.1. DESCRIPCIONES

III.1.1. MORFOLOGÍA CRÁNEO-MANDIBULAR DE LOS UNGULADOS

Descripciones detalladas de los ungulados de la Formación Santa Cruz se encuentran en la obras clásicas de Owen (1853), Flower (1873, 1874), Ameghino (1887, 1889, 1894, 1904, 1907), Sinclair (1909), Scott (1910, 1912, 1928) y Riggs (1935). Las descripciones del cráneo, mandíbula y dentición de cada género provistas en esta tesis resaltarán aquellos rasgos del aparato masticatorio más relevantes para la reconstrucción de la musculatura masticatoria y el posterior análisis ecomorfológico y morfofuncional seguido en este trabajo.

Para la nomenclatura osteológica y muscular se utilizó la Nómina Anatómica Veterinaria (World Association of Veterinary Anatomists, International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2005), como ha sido recientemente aplicada a los Notoungulata (Gabbert 2004) y Pyrotheria (Billet 2010), y la guía ilustrada de Schaller (2007) (Figura III.1 y III.2; Apéndice III). Para la nomenclatura general de las piezas dentarias se siguió la propuesta de Smith y Dodson (2003) para vertebrados fósiles (Figura III.3). En el caso de descripciones más detalladas, se utilizó la terminología utilizada por diversos autores en sus contribuciones sobre cada grupo (Tauber 1996; Nasif *et al.* 2000; Soria 2001; Bond y García 2002; Reguero *et al.* 2003; Kramarz y Bond 2005; Cerdeño *et al.* 2008; Kramarz y Bond 2009).

La reconstrucción de la musculatura masticatoria implica detectar las áreas de origen e inserción basados en los accidentes óseos. Witmer (1995) propuso el método denominado “*extant phylogenetic brackets*” (EPB) para realizar inferencias sobre los tejidos blandos no preservados en el registro fósil. Para ello debe disponerse de dos taxones vivientes que constituyan “paréntesis” entre los cuales queda filogenéticamente encerrado el taxón fósil. Para este procedimiento es necesario determinar el correlato entre el tejido óseo-rasgo blando en los taxones vivientes y se asume que esta relación se debe a ancestralidad común. Si el rasgo óseo está presente en el fósil, luego de las optimizaciones se pueden plantear hipótesis con distintos grados de confianza sobre las inferencias de la presencia-ausencia del rasgo blando. Como fue señalado en la sección sobre filogenia y taxonomía, los linajes de

ungulados santacrucenses carecen de descendientes actuales y su posición filogenética dentro de los mamíferos es aún discutida por lo que, la metodología EPB resultaría poco aplicable.

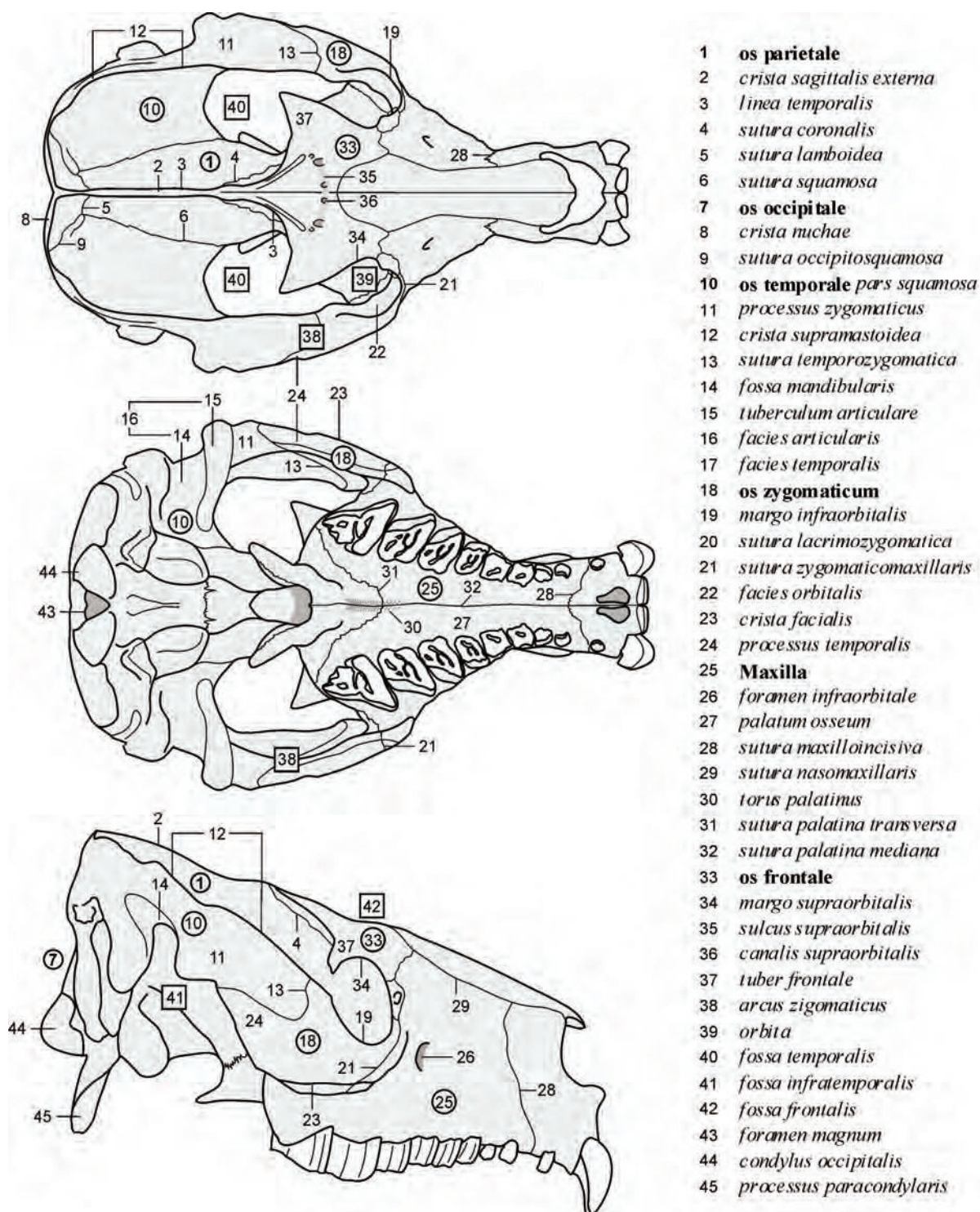


Figura III.1. Nomenclatura Anatómica Veterinaria (Schaller 2007) sobre *Adinotherium ovinum* mostrando los accidentes óseos craneanos utilizados en las descripciones.

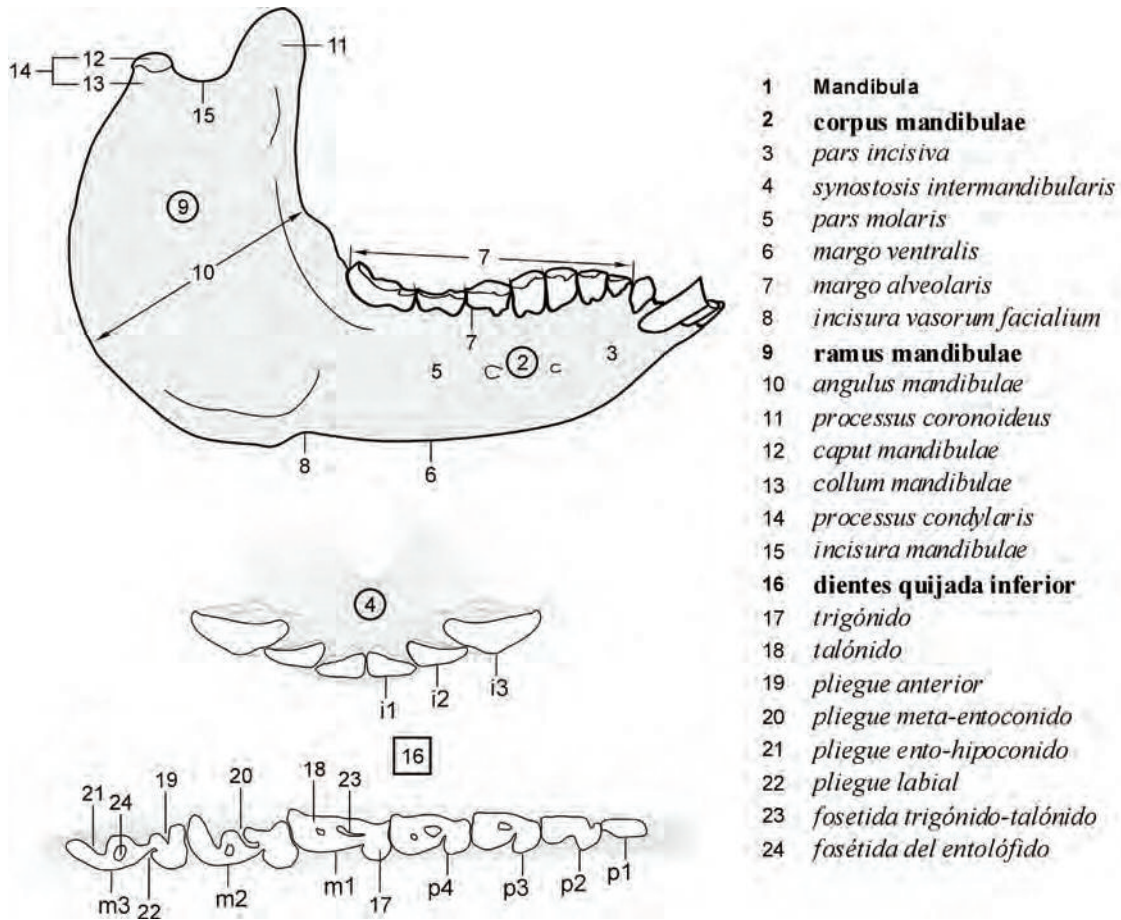


Figura III.2. Nomenclatura Anatómica Veterinaria (Schaller 2007) sobre *Adinotherium ovinum* mostrando los accidentes óseos de la mandíbula utilizados en las descripciones.

Por lo tanto, se utilizó un enfoque más tradicional basado en las descripciones generales para mamíferos con diferentes tipos de dieta realizadas por Turnbull (1970) y las que fueron complementadas con disecciones propias realizadas sobre distintos grupos de mamíferos actuales (cerdo *Sus scrofa*, conejo *Oryctolagus cuniculus*, venado de las pampas *Ozotoceros bezoarticus* y comadreja overa *Didelphis albiventris*).

Si bien en el trabajo de Turnbull (1970) se describen y figuran varias divisiones de los distintos músculos masticatorios, para el análisis mecánico planteado en este estudio no es necesario un conocimiento tan detallado. Asimismo, Vizcaíno *et al.* (1998) señalaron que diferentes interpretaciones del origen e inclinación de la línea de acción interpretada pueden producir momentos de rotación de las mandíbulas considerablemente diferentes, por lo que resulta conveniente evitar generar un mayor grado de incertidumbre. Por lo tanto, en esta tesis se realizó una reconstrucción simplificada. Así, se enfatizaron aquellos rasgos osteológicos que permitan reconstruir las áreas de origen e inserción de los músculos aductores mandibulares *musculi temporalis* y *m. masseter* cada uno como una unidad, de la manera que

fue utilizado en otros trabajos sobre mecánica masticatoria (e.g., Vizcaíno *et al.* 1998; De Iuliis *et al.* 2000; Vizcaíno y De Iuliis 2003; Bargo y Vizcaíno 2008). De todos modos, y en los casos que fue posible, en las reconstrucciones se sugieren las áreas de origen e inserción de las subunidades de ambos músculos.

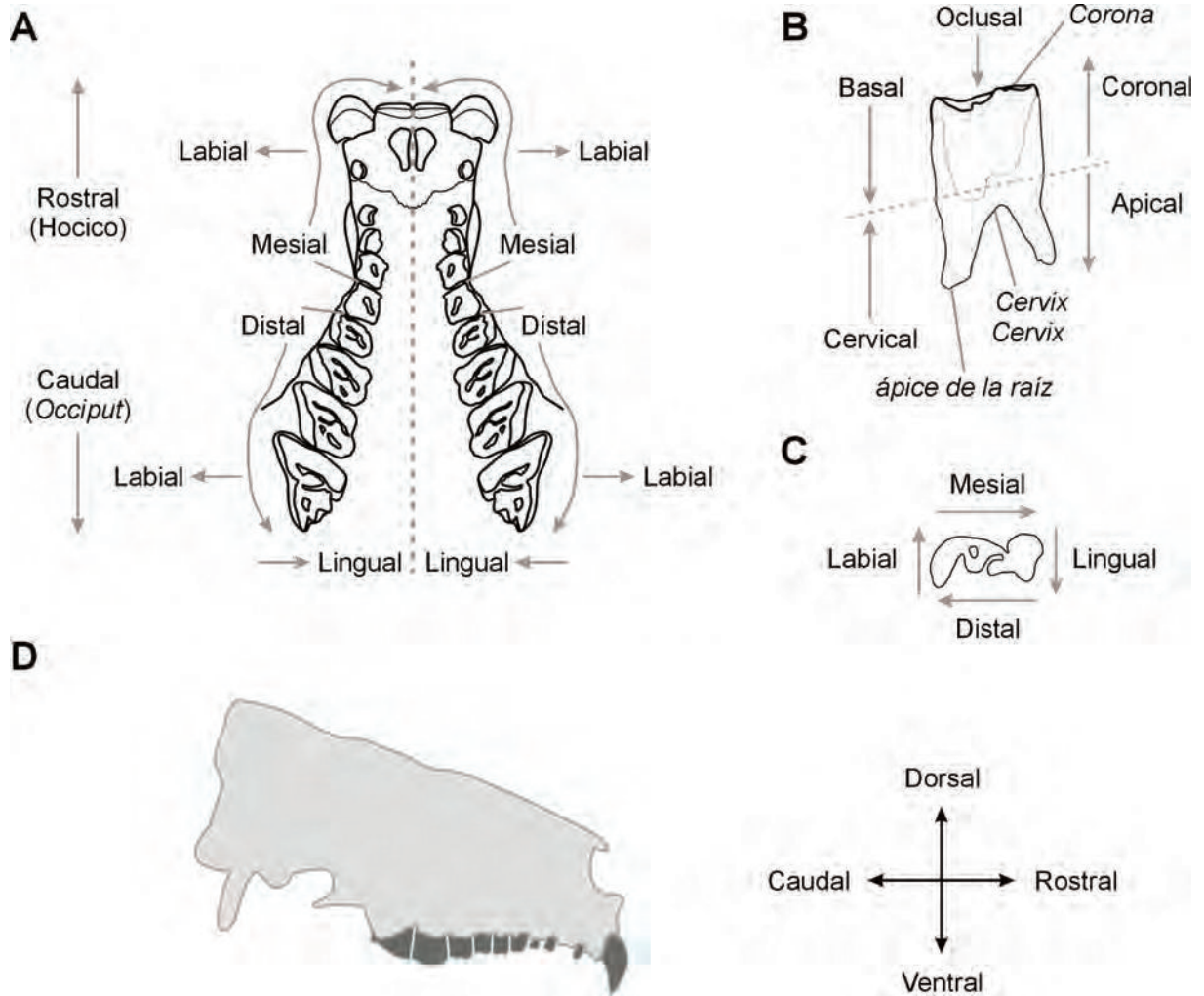


Figura III.3. Nomenclatura de las orientaciones de los dientes **A.** arcada superior; **B.** Vista lingual; **C.** vista oclusal. **D.** orientaciones del cráneo basados en *Adinotherium ovinum*.

III. 2. CUANTIFICACIÓN DE LA FORMA

Como fuera mencionado en el Cap. I (Marco teórico y definiciones), la forma se define como la apariencia, configuración o composición de un organismo. Para cuantificar la forma debemos transformarla en variables mensurables y obtener una matriz de atributos numéricos. Para ello se utilizaron diferentes dispositivos (calibres, brazo digitalizador 3D, fotografías digitales y el programa ImageJ -*United States National Institutes of Health, public domain*-) de acuerdo a las necesidades de cada enfoque de estudio y objetivos planteados. Se siguieron dos procedimientos en la cuantificación: morfometría clásica y morfometría geométrica.

III.2.1. MORFOMETRÍA CLÁSICA

El conjunto de medidas lineales utilizado se seleccionó de trabajos previos y de acuerdo a los objetivos de cada sección, es decir, para estimaciones de masa, para estudios de alometría de crecimiento y para análisis ecomorfológicos utilizando técnicas de aprendizaje computacional (para más detalles sobre la aproximación seguida véanse las secciones Estimación del tamaño corporal a partir de medidas lineales, alometría ontogenética y ecomorfología utilizando técnicas de aprendizaje computacional). Para las estimaciones de masa y para el análisis ecomorfológico se utilizaron medidas de la base de datos original de Janis (1990a). Dado que en los subsiguientes trabajos de Mendoza y colaboradores (Mendoza *et al.* 2002; Mendoza 2005; Mendoza *et al.* 2005, 2006; Mendoza y Palmqvist 2006; Mendoza 2007; Mendoza y Palmqvist 2008) sus nombres han sido modificados, para evitar confusiones en cada sección se emplea el nombre de la variable según la publicación a la cual se hace referencia. Sin embargo, con fines aclaratorios en la Figura III.4 y Tabla III.1, se listan los nombres y equivalencias nomenclaturales de las variables utilizadas.

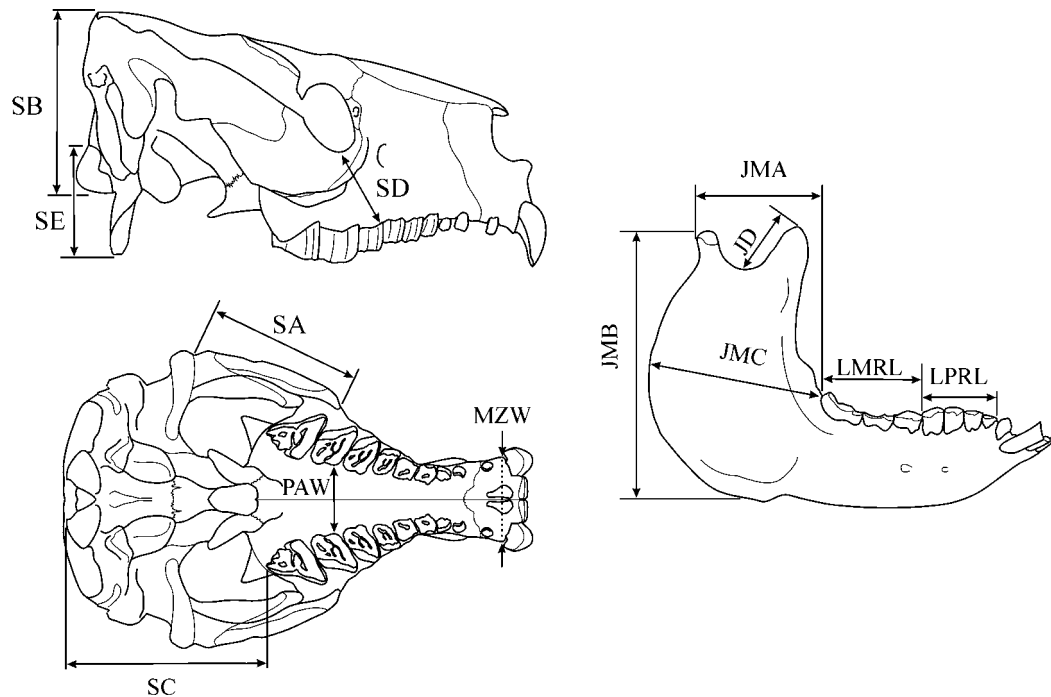


Figura III.4. Medidas utilizadas en las estimaciones de masa univariadas (UM), multivariadas (MM) y para la inferencia mediante técnicas de aprendizaje computacional (TAC). Nomenclatura siguiendo a Mendoza *et al* (2002, 2006), véase Tabla III.1 para detalles de las abreviaturas y equivalencias con Janis (1990a).

Tabla III.1. Listado de medidas craneanas y mandibulares utilizadas

Abr. I	Abr. II	Nombre en castellano	Nombre en Inglés y fuente original	Sección
SA	MFL	longitud de la fosa masetérica	masseteric fossa length (Janis 1990a)	MU; MM; TAC; AC
SB	OCH	altura occipital	occipital height (Janis 1990a)	MU; MM; TAC; AC
SC	PSL	longitud posterior del cráneo	posterior skull length (Janis 1990a)	MM
SD		profundidad del rostro bajo la órbita	face depth under the orbit, (Spencer 1995)	MM; TAC
SE		largo del proceso paraoccipital	paraoccipital process length (Spencer 1995)	MM; TAC
MZW	MZW	ancho del hocico	muzzle width (Janis 1990a)	MM; TAC; AC
PAW	PAW	ancho del paladar	palatal width (Janis 1990a)	MM; TAC
TSL		largo total del cráneo	total skull length (Spencer 1995)	MU; AC
BL	BCL	largo del basicráneo	basicranial length (Janis 1990a)	MM
LMRL	LMRL	largo serie de molares inferiores	lower molar tooth row length (Janis 1990a)	MM; TAC
LPRL	LPRL	largo serie de premolares inferiores	lower premolar tooth row length (Janis 1990a)	MM; TAC
JMA	PJL	longitud posterior de la mandíbula	posterior jaw length (Janis 1990a)	MM; TAC
JMB	DMA	profundidad del ángulo mandibular	depth of mandibular angle (Janis 1990a)	MM; TAC
JMC	WMA	ancho máximo del ángulo mandibular	maximum mandibular angle width (Janis 1990a)	MM; TAC
JD		largo del proceso coronoides	length of the coronoid process (Spencer 1995)	MM; TAC
JLB		longitud del diastema	anterior jaw length (Spencer 1995)	MM; TAC
SLML	SLML	longitud del segundo molar inferior	second lower molar length (Janis 1990a)	MU; MM
JAW	TJL	longitud total de la mandíbula	total jaw length (Janis, 1990a)	MU; MM

Abreviaturas: Abr. I – sigla según Mendoza *et al.* (2002, 2006) y *Figura III.4*; Abr. II – sigla original según Janis (1990a); MU – estimaciones de masa univariadas; MM – estimaciones de masa multivariadas; TAC – técnicas de aprendizaje computacional “*Knowledge discovery*”; AC – alometría de crecimiento.

En los análisis de alometría de crecimiento se recurrió a las medidas craneanas utilizadas en los trabajos de Abdala *et al* (2001), Giannini *et al.* (2004) y Flores *et al* (2006) para evaluar las tendencias alométricas en un mismo marco contextual (Figura III.5).

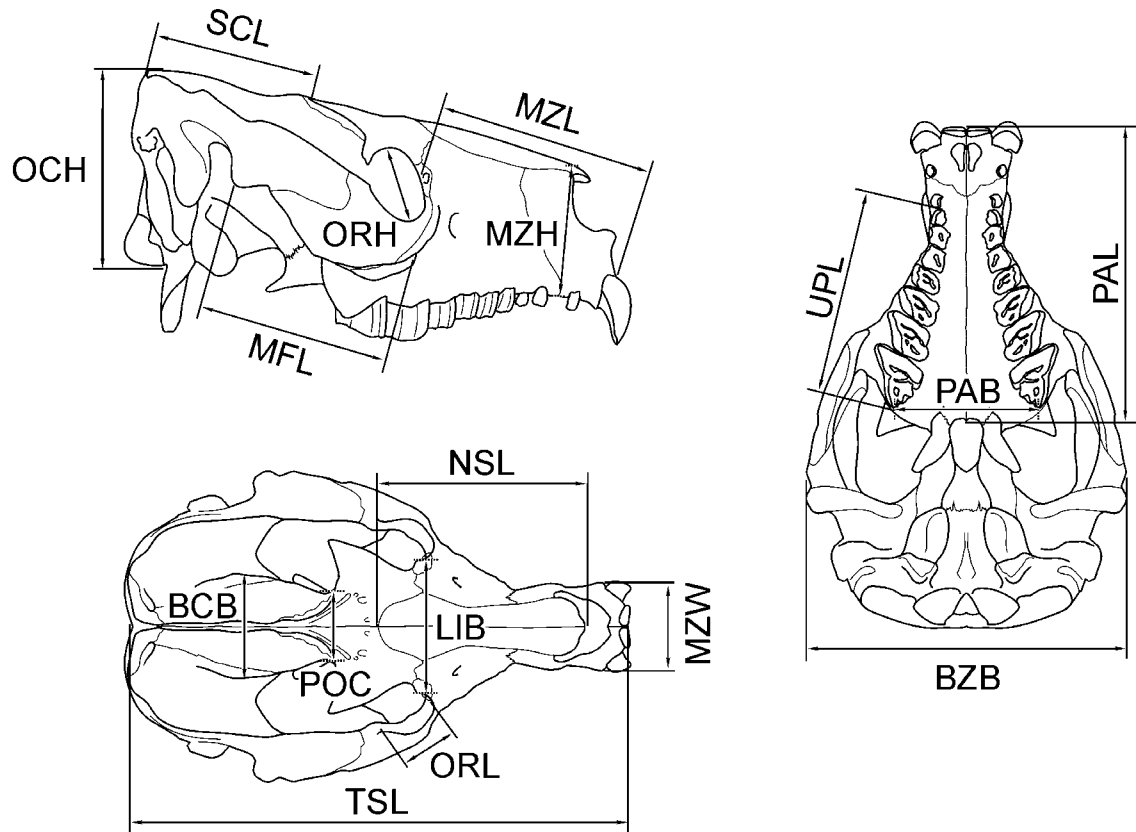


Figura III.5. Medidas craneanas sobre *Adinotherium ovinum* utilizadas en la sección de alometría ontogenética. **BCB**, ancho de la caja craneana (*braincase breadth*); **BZB**, ancho bicigomático (*bizygomatic breadth*); **LIB**, ancho interorbitario mínimo (*least interorbital breadth*); **MFL**, largo de la fosa masetérica (*masseteric fossa length*); **MZH**, alto del hocico (*muzzle height*); **MZL**, largo del hocico (*muzzle length*); **MZW**, ancho del hocico (*muzzle width*); **NSL**, largo de la sutura nasal (*nasal suture length*); **OCH**, altura occipital (*occipital height*); **ORH**, alto de la órbita (*orbital height*); **ORL**, largo de la órbita (*orbital length*); **PAB**, ancho del paladar (*palate breadth*); **PAL**, largo del paladar (*palate length*); **POC**, constricción postorbital (*postorbital constriction*); **SCL**, largo de la cresta sagital (*sagittal crest length*); **TSL**, Largo total del cráneo (*total skull length*); **UPL**, Largo de la serie dentaria poscanina (*upper postcanine tooth row length*).

III.2.2. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

La morfometría comprende la descripción, análisis e interpretación cuantitativa de la forma y del cambio morfológico en biología (Rohlf 1990b; Rohlf y Marcus 1993). Los enfoques actuales en morfometría se han volcado al análisis de la forma a través de la información geométrica de las estructuras conservadas a lo largo de todo el análisis estadístico, en lugar de una gran cantidad de medidas lineales (Claude 2008). Rohlf y Marcus (1993) denominaron a este enfoque morfometría geométrica, la que nace con el trabajo de D'Arcy Thompson “*On growth and form*” del año 1917 donde se fusionan los conceptos de “biología, estadística y geometría” (Bookstein 1991). A diferencia de la denominada morfometría clásica (Marcus 1990; Reyment 1991), que se basa en un conjunto de distancias lineales en el espacio euclidiano, la morfometría geométrica consiste en una configuración de coordenadas cartesianas consideradas como puntos en el *espacio de la forma de Kendall* (Kendall 1981, 1984). De esta manera, se pueden analizar las formas biológicas desde una perspectiva global de la morfología y su variación (Richtsmeier *et al.* 2002). La geometría se captura mediante puntos morfométricos o *landmarks*, que en el espacio bi o tridimensional corresponden a la posición de un rasgo en particular del objeto de estudio. Se han establecido tres tipos de *landmarks* llamados de tipo I, II y III (Bookstein 1991), o anatómicos, matemáticos y *pseudolandmarks* (Dryden y Mardia 1998) o tradicionales, confusos (*fuzzy*) y contruados (Lele y Richtsmeier 2001).

Los *landmarks* de tipo I, anatómicos o tradicionales son puntos cuyas homologías entre individuos está respaldada por evidencia sólida o significación biológica (*i.e.*, uniones entre suturas craneales, forámenes); los *landmarks* tipo II, matemáticos o *fuzzy* son puntos cuya homología entre individuos se basa en la geometría (*i.e.*, extremo de la sínfisis mandibular o punto más dorsal de la apófisis coronoides); los *landmarks* tipo III, *pseudolandmarks* o contruados son puntos localizados en cualquier lugar a lo largo de un contorno entre dos *landmarks* (*i.e.*, borde ventral de la mandíbula, borde anterior del proceso coronoides).

En esta tesis se utilizaron 36 *landmarks* tridimensionales craneanos -27 tipo I y 9 tipo II (Figura III.6A; Tabla III.2)- y 27 mandibulares -14 tipo II y 13 Tipo III (Figura III.6B; Tabla III.3). La digitalización de los *landmarks* tridimensionales se realizó con el brazo *Microscribe G2*.

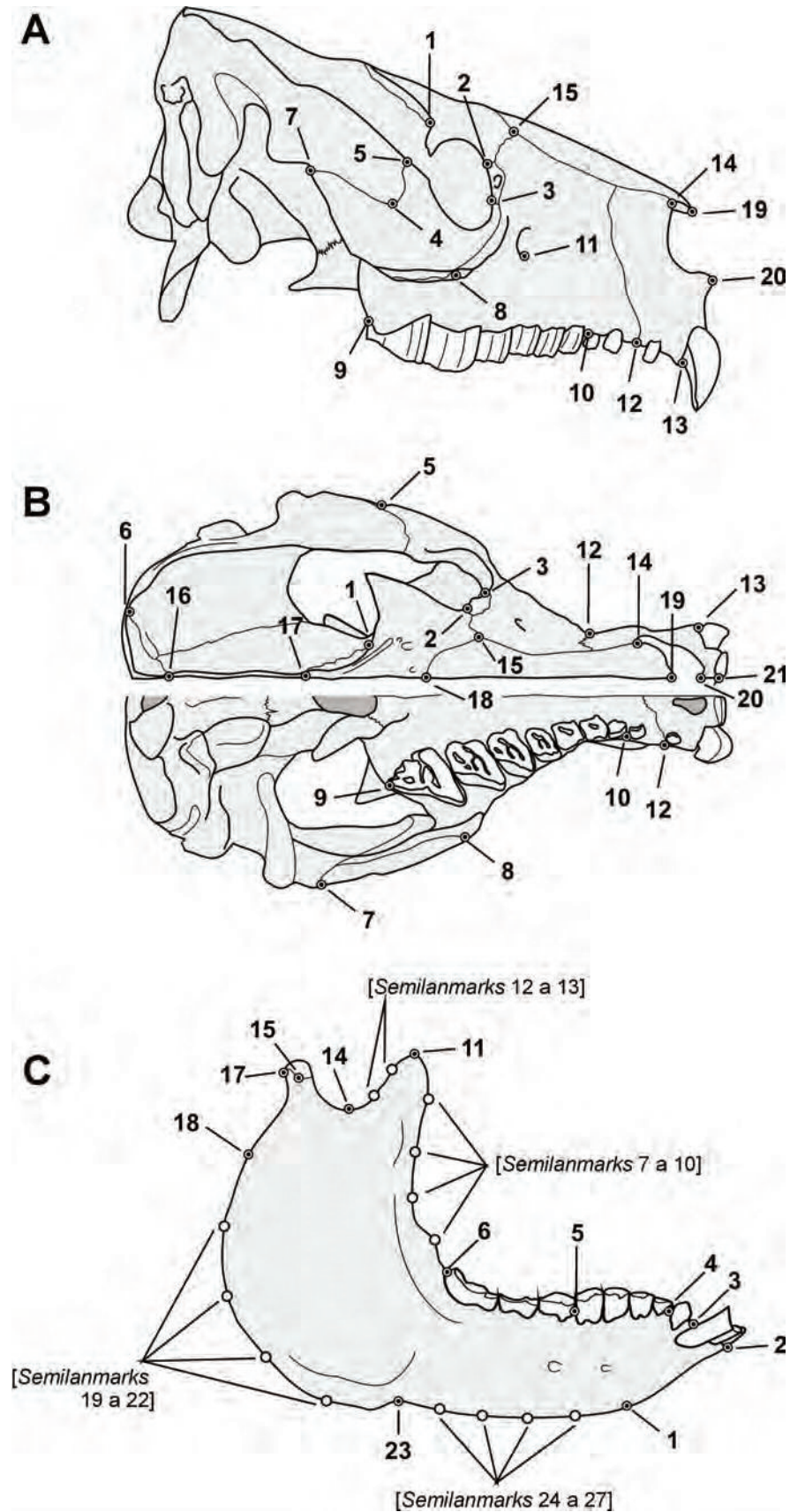


Figura III.6. Landmarks craneanos (A y B) y mandibulares (C) utilizados en los análisis ecomorfológicos. Ver Tabla III.2 y III.3. para la descripción de los mismos.

Tabla III.2. Landmarks craneanos utilizados en esta tesis.

Número	Nombre	Definición del landmark
1 & 22	<i>Stephanion</i>	intersección entre la <i>Sutura coronalis</i> y la <i>linea temporalis</i> .
2 & 23		<i>sutura frontolacimalis</i> sobre el borde de la <i>orbita</i> .
3 & 24	<i>Dacryon</i>	<i>sutura zygomaticolacimalis</i> sobre el borde de la <i>orbita</i> .
4 & 25		Punto más rostral sobre del <i>processus zygomaticus</i> del <i>os temporale</i> .
5 & 26		<i>sutura zygomaticotemporale</i> sobre el borde dorsal del <i>arcus zygomaticus</i> .
6 & 27		<i>sutura temporooccipitalis</i> sobre la <i>crista supramastoidea</i> .
7 & 28		borde caudal de la <i>crista facialis</i> sobre la <i>sutura zygomaticotemporale</i>
8 & 29		origen <i>m. masseter</i> , punto más ventral del proceso descendente de la mandíbula
9 & 30		<i>margo alveolare</i> distal del último molar
10 & 31		<i>margo alveolare</i> mesial del primer diente masticatorio funcional
11 & 32		<i>foramen infraorbitale</i>
12 & 33		<i>sutura maxilloincisiva</i> sobre el <i>margo interalveolaris</i>
13 & 34		borde más lateral del hocico sobre el incisivo o cicatriz de la almohadilla córnea.
14 & 35		<i>sutura nasoinsisiva</i> sobre el borde de la abertura nasal.
15 & 36		punto tripartito entre los <i>os nasale</i> , <i>frontale</i> y <i>mavilla</i>
16	<i>Lambda</i>	<i>sutura occipitoparietalis</i>
17	<i>Bregma</i>	<i>sutura coronalis</i> sobre el plano sagital.
18	<i>Nasion</i>	<i>sutura frontonasalis</i> sobre el plano sagital.
19	<i>Rhinion</i>	punta rostral de los <i>os nasale</i> sobre la <i>sutura internasalis</i> .
20	<i>Nasospinale</i>	<i>sutura interincisiva</i> sobre el borde ventral de la abertura nasal.
21	<i>Prosthion</i>	<i>sutura interincisiva</i> sobre el <i>margo alveolaris</i> .

Tabla III.3. Landmarks mandibulares utilizados en esta tesis.

Número	Nombre	Definición del landmark
1	<i>Gnathion</i>	borde caudo-ventral de la sínfisis mandibular sobre el plano sagital.
2	<i>Infradentale</i>	punto sobre el plano sagital entre ambos <i>alveoli dentales</i> de los i1
3		borde distal del <i>alveoli dentales</i> del último incisivo inferior.
4		borde mesial del <i>alveoli dentales</i> del primer premolar funcional.
5		<i>margo interalveolaris</i> entre p4 y m1.
6		borde distal del <i>alveoli dentales</i> del m3.
7-10	<i>semilandmarks</i>	sobre el proceso ascendente del <i>ramus mandibulae</i> y el <i>processus coronoideus</i> .
11		punto dorsal en la inflexión de la curvatura del <i>processus coronoideus</i> .
12-13	<i>semilandmarks</i>	sobre el borde caudal del <i>processus coronoideus</i> .
14		punto más ventral sobre la <i>incisura mandibuale</i> .
15	<i>Condylion lateral</i>	punto más lateral en el cóndilo mandibular.
16	<i>Condylion medial</i>	punto más medial en el cóndilo mandibular.
17		centro del borde caudal del cóndilo mandibular.
18		borde dorso-caudal de la rugosidad para la inserción del <i>m.masseter</i> .
19- 22	<i>semilandmarks</i>	sobre el borde caudal-ventral del <i>angulus mandibulae</i> .
23		borde más anterior de la rugosidad de la inserción del <i>m.masseter</i> .
24-27	<i>semilandmarks</i>	sobre el <i>margo ventralis</i> del <i>corpus mandibulae</i> .

III. 3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL

El tamaño corporal es una característica que está correlacionada con muchas variables biológicas. Como ejemplos para mamíferos se pueden citar la tasa metabólica basal, ritmo cardíaco, horas de sueño, requerimientos energéticos, rangos de frecuencia de emisión y audición sonora, velocidad máxima en carrera, entre otras (Weibel 1973; Alexander *et al.* 1979; Andrews *et al.* 1979; Peters 1983; Charnov 1993; Calder 1996; Brown y West 2000; Savage *et al.* 2004). Por lo tanto, es una de las primeras caracterizaciones que se debe realizar para comprender los aspectos biológicos de las especies extintas. En las mencionadas relaciones entre tamaño corporal y otras variables biológicas, el primero comprende el desarrollo en las tres dimensiones del espacio, por lo que debería expresarse como volumen o masa.

La masa corporal (**MC**) es una magnitud escalar que hace referencia a la cantidad de materia que constituye el cuerpo bajo estudio y se expresa en kg. En cambio el peso es una magnitud vectorial que representa la fuerza con la que es atraído el cuerpo por la gravedad y se expresa en N/m² o su equivalente en kilogramo fuerza ($\overline{\text{kg}}$). Si bien conceptualmente no lo son, suelen utilizarse indistintamente como sinónimos, y en la práctica, dado que el valor 9,8 N/m² es muy cercano a 10, resulta que peso y masa poseen magnitudes similares. Es entonces al valor de masa (magnitud escalar) a la que se hará referencia a lo largo del texto.

El enfoque más usado para la predicción de la masa corporal está basado en regresiones lineales simples o múltiples (Scott 1983; Anderson *et al.* 1985; Damuth 1990; Gingerich 1990; Van Valkenburgh 1990; Janis 1990a; Myers 2001; Egi *et al.* 2004; Farlow *et al.* 2005; De Esteban-Trivigno *et al.* 2008). Utilizando el principio de similitud de geométrica, la masa corporal puede ser estimada también mediante modelos a escala en plástico moldeados por un artista o generados con programas de computación (*e.g.*, Bargo *et al.* 2000; Vizcaíno *et al.* en prensa-a). Para ambos se requieren cuidadosas reconstrucciones de la musculatura y forma general de los animales basadas en esqueletos completos montados en posición de vida en actitud relativamente estática. Puesto que en general los mamíferos tienen una densidad equiparable a la del agua (Alexander 1983) se emplea el principio de Arquímedes midiendo el volumen de agua desplazado por el modelo plástico y luego escalándolo al tamaño del fósil o aplicando esta densidad al modelo computarizado.

A pesar de la calidad y restos articulados provenientes de la Formación Santa Cruz no se dispuso de material montado para realizar los modelos mencionados. Por lo tanto, se optó

por acudir a las ecuaciones de regresión y al tamaño del centroide para estimar las masas de los ungulados santacrucenses.

III.3 1. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL A PARTIR DE MEDIDAS LINEALES

Como punto de partida se utilizaron ecuaciones propuestas por otros autores realizadas sobre ungulados actuales. Se tomaron las dos aproximaciones más empleadas sobre variables craneanas y mandibulares, las ecuaciones de regresión simple propuestas por Janis (1990a) y la aproximación multivariada de Mendoza *et al.* (2006). Janis (1990a) propuso una gran cantidad de ecuaciones para estimar masas corporales a partir de variables craneanas, mandibulares y dentarias de ungulados vivientes, proporcionando ecuaciones independientes para las familias de Artiodactyla y Perissodactyla, como así también una ecuación general para todos los ungulados. Dado que ninguno de los órdenes considerados en el presente trabajo (Astrapotheria, Notoungulata y Litopterna) pertenecen a los grupos mencionados y la relación filogenética con dichos grupos no está del todo clara (o bien están bastante alejados filogenéticamente, véase Horovitz 2004), se seleccionaron ecuaciones planteadas para todos los ungulados vivientes en lugar de aquellas consideradas para un taxón en particular. Con respecto a las ecuaciones propuestas por Mendoza *et al.* (2006) en un ámbito multivariado, al utilizar pesos ponderados para obtener las ecuaciones predictivas para minimizar el sesgo taxonómico de la muestra empleada, estos autores sostienen que las ecuaciones proporcionadas son *taxon free*, es decir independientes de la composición taxonómica de la muestra.

Se utilizaron siete de las ecuaciones propuestas por Janis (1990a) para todos los ungulados. Estas fueron seleccionadas por el mayor valor del coeficiente de determinación (R^2) y el valor más bajo del error predictivo porcentual (PE%) y disponibles en la muestra de ungulados fósiles santacrucenses, véase Tabla III.5. Para estas ecuaciones la autora transformó las variables medidas en centímetros a logaritmos decimales, por lo tanto el valor de masa obtenido en kg proviene de la fórmula

$$\log_{10}(\text{masa del fósil en kg}) = c + b * \log_{10}(X)$$

donde b es la pendiente de cada una de las ecuaciones de la Tabla III.5, X cada una de las variables morfológicas medidas en centímetros y c el término correspondiente a la ordenada al origen.

Tabla III.4. Ecuaciones seleccionadas de Janis (1990a) para todos los ungulados.

Medida	R ²	Ordenada	Pendiente	EP%	Tipos Dietarios	Alometría
TSL	0,950	-2,344	2,975	30,5	O*>I,B*	iso
OCH*	0,948	-0,457	2,873	28,1	B>G*,I	iso
SLML	0,944	1,130	3,201	31,9	O>G,I,B	neg
PSL	0,942	-0,973	2,758	33,4	G>I*,B	iso
TJL	0,942	-1,952	2,884	33,4	O>I,B*	iso
LMRL	0,940	-0,552	3,285	32,8	O>G,I,B	neg
MFL	0,938	-1,289	2,950	35,0	G*>I>B; G,I*>O	neg

Abreviaturas: O – omnívoros; I – *intermediate feeders* (Intermedios); B – *browser* (ramoneador); G – *grasser* (pastador); R² coeficiente de determinación; %EP error de predicción porcentual; iso – sin alometría, escalado según una relación isométrica; neg - escalado siguiendo una relación alométrica negativa; para las medidas véase Tabla III.2., asterisco (*) ecuación obtenida sin incorporar a los suidos.

La elección de las ecuaciones proporcionadas por Mendoza *et al.* (2006) estuvo condicionada a la disponibilidad de todas las medidas en los especímenes examinados. En la Tabla III.5 se listan las siete ecuaciones aplicadas. Para estos algoritmos Mendoza *et al.* (2006) transformaron las variables medidas en centímetros a logaritmos neperianos (base e). Por lo tanto, los valores de masa obtenidos tienen la forma

$$\ln(\text{masa del fósil en kg}) = b_1 * \ln(X_1) + b_2 * \ln(X_2) + \dots + b_n * \ln(X_n) + c$$

donde *ln* es el logaritmo neperiano, *b* es cada uno de los coeficientes de las ecuaciones de la Tabla III.5, *X* cada una de las variables morfológicas medidas en centímetros y *c* el término correspondiente a la constante de cada ecuación.

Se obtuvo la media de cada conjunto de ecuaciones (simples y multivariadas) por espécimen, como así también el coeficiente de variación porcentual (CV%) dividiendo el desvío estándar (*d.e.*) por la media y multiplicado por 100.

Dado que solo Janis (1990a) proporciona los errores predictivos porcentuales (EP%) para cada ecuación, se realizó la ponderación propuesta por Christiansen y Harris (2005) para dicho conjunto. La ponderación consiste en obtener una media aritmética ponderada por el EP% de cada ecuación utilizada, de modo que aquellas que poseen un EP% más bajo contribuyen más a la media que los valores calculados con ecuaciones de EP% más altos. Así, para una cantidad *n* de ecuaciones utilizadas para estimar la masa corporal (MC) se

obtienen n valores [MC_1, MC_2, \dots, MC_n], cada uno de ellos con un error predictivo [EP_1, EP_2, \dots, EP_n], siendo el promedio ponderado MC_p :

$$MC_p = \sum_{i=1}^n \left((MC_i / EP_i) \times \sum_{i=1}^n EP_i \right) \times n^{-2}$$

Finalmente, el promedio de cada taxón determinado a nivel específico (o conferido a una especie) fue calculado a partir de las medias ponderadas de cada espécimen.

Tabla III.5. Ecuaciones seleccionadas de Mendoza *et al.* (2006) construidas a partir de 138 especies de ungulados actuales.

Alg.	R ²	Ecuación	Rango EP%
1.1	0.995	1.276*SLML + 1.268*JMA + 0.493*MZW + 0.442*PAW - 0.580*SD + 1.047	4.5 to 7.5%
2.1	0.986	-1.602*LMRL + 2.791*SLML + 0.576*JLB + 1.005*JMA + 2.402	13.5 to 15%
2.2	0.986	-1.352*LMRL + 2.434*SLML + 0.587*JLB + 0.866*JMA + 0.263*JMC + 1.890	
2.3	0.987	-1.366*LMRL + 2.421*SLML + 0.542*JLB + 1.017*JMA + 0.716*JMC - 0.509*JMB + 2.006	
3.1	0.978	1.119*LMRL + 0.210*LPRL + 0.730*JMA + 0.637*JMC + 0.181*JD - 0.619	21 to 25%
3.2	0.978	1.086*LMRL + 0.176*LPRL + 0.823*JMA + 0.968*JMC + 0.167*JD - 0.331*JMB - 0.573	
5.1	0.988	0.593*MZW + 0.515*PAW + 0.996*SA + 0.601*SB + 0.384*BL - 0.266*SD + 0.313*SE - 1.55	17.5 to 21.5%

Abreviaturas: Alg. – número de algoritmo; R² coeficiente de determinación; %EP error de predicción porcentual; Variables: véase Tabla III.1.

III.3.2. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL A PARTIR DEL TAMAÑO DE CENTROIDE

Como se mencionó mas arriba, la morfometría comprende el estudio cuantitativo de la forma y en la morfometría geométrica se hace necesario descomponer la forma del objeto bajo estudio, en tamaño y forma propiamente dicha. A diferencia de lo que sucede en la morfometría clásica, en la que el tamaño se define de acuerdo al tipo de análisis, en morfometría geométrica (**MG**) el indicador de tamaño de una configuración de *landmarks* más comúnmente utilizado es el tamaño de centroide (**tc**) (Kendall 1984; Bookstein 1986; Goodall 1991; Dryden y Mardia 1998). El tamaño de centroide es una función del tamaño que cumple con la siguiente propiedad:

$$g(a*M) = a*g(M)$$

donde a es una magnitud escalar positiva y M es la matriz de configuración de *landmarks*. El tamaño del centroide de una configuración de *landmarks* se define como la raíz cuadrada de la suma de cuadrados de las distancias de cada *landmark* al centroide de la configuración

$$tc = \sqrt{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^k (M_{ij} - M_j)^2}$$

donde M es la matriz de configuración de landmarks para cada espécimen, de p filas (número de landmarks) y k columnas (número de dimensiones).

El tc es utilizado en morfología geométrica porque en ausencia de alometría no se correlaciona con ninguna variable de forma (Bookstein 1986; Cressie 1986; Kendall 1986). Hood (2000) evaluó el potencial del uso del tamaño de centroide en los estudios de dimorfismo sexual del tamaño en la rata almizclera *Ondatra zibethicus* (Rodentia: Muridae, Arvicolinae) además de ocho especies de quirópteros (Chiroptera, Pteropodidae). Este autor concluyó que dado que el tamaño de centroide es una medida geométrica del tamaño sigue el mismo comportamiento que la masa corporal (MC), de modo que puede utilizarse como la variable primaria de tamaño. De los resultados obtenidos por Hood (2000) se desprende que el tamaño de centroide es un excelente indicador de masa corporal.

Entonces, para obtener ecuaciones para inferir la masa corporal de los taxa de ungulados santacrucenses también se obtuvieron regresiones utilizando el tamaño de centroide de las configuraciones de *landmarks* de las especies de ungulados actuales.

El tamaño de centroide para cada espécimen se calculó en el paquete estadístico R con la instrucción siguiente (adaptada de Claude 2008):

```
tam_cent<-sqrt(sum(apply(M,2,var))*((dim(M)[1])-1))
```

Para evaluar la relación entre la masa corporal y el tamaño del centroide de una configuración de *landmarks* se empleó la muestra de referencia (ver Cap. II. Materiales) constituida por representantes actuales de todas las familias (y subfamilias) de los órdenes

Hyracoidea, Artiodactyla y Perissodactyla, con un total de 155 especies con valores de masa publicados. Debido a que en las colecciones osteológicas de los museos es excepcional que los especímenes posean el dato de la masa corporal, para la obtención de las ecuaciones se utilizó la media del tamaño corporal reportado en fuentes bibliográficas (véase Apéndice I), una metodología frecuentemente utilizada para este tipo de aproximación (Scott 1990; Janis 1990a; Mendoza *et al.* 2006; De Esteban-Trivigno *et al.* 2008).

En la muestra de referencia se encuentran varios taxones con dimorfismo sexual, por lo que, en una primera aproximación, se utilizó la media para cada sexo de acuerdo con la disponibilidad de la información registrada en fuentes bibliográficas, tal como lo hiciera Janis (1990a). Luego se promediaron dichos valores y se procedió al análisis por especies. Asimismo, es común que diferentes grupos no tengan la misma representación en cantidad de especies, por lo que la ecuación obtenida puede estar sesgada por los grupos mejor representados. Para evitar los sesgos dados por un grupo taxonómico, es deseable incluir una muestra lo mas diversa posible y ponderar la contribución de los taxones sub representados respecto a aquellos mejor representados. La ponderación consiste en igualar la contribución de cada taxón en la ecuación de regresión. Para ello se utilizaron dos aproximaciones propuestas por diferentes autores, tal como se describe a continuación.

De Esteban-Trivigno *et al* (2008) proponen que en una familia que posee un genero con cuatro especies y otro con solo dos, el número total de especies (6) dividido por el número de géneros en la familia (2) da el valor teórico de igual número de especies por cada genero (3, *nteor*). Finalmente, el número real de especies en cada género dividido por el *nteor* da el valor (x_i) para cada especie de la variable de ponderación.

Mendoza *et al.* (2006) proponen un método más sencillo, en el que el valor (x_i) de la variable de ponderación para cada especie perteneciente a una familia dada debe igualar el número medio de especies por familia (número de especies/número de familias) dividido por el número de especies pertenecientes a esa familia. De esta manera la contribución final de cada familia en el análisis es el mismo.

Las regresiones se obtuvieron mediante Mínimos Cuadrados Ordinarios (**MCO**) y regresión por cuantiles, calculando el cuantil superior (**Qsup**) e inferior (**Qinf**) utilizando el logaritmo decimal del tamaño de centroide de *landmarks* en 3D (36 para cráneo y 14 para mandíbula) vs el logaritmo decimal de la masa corporal utilizando el paquete estadístico R la biblioteca quanreg. La regresión por cuantiles es un método no paramétrico que no requiere de los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la regresión por **MCO**. Se obtuvieron entonces cuatro ecuaciones para cráneo y cuatro para mandíbula. En cada caso se utilizaron

las medias para los sexos y la media para la especie; para esta última se obtuvo la ecuación sin ponderar y una ecuación para cada tipo de ponderación propuesta.

En cada ecuación **MCO** se comprobaron los residuos, utilizando el test de residuos de bonferroni, eliminando el valor más extremo hasta que el p (*ajustado*) $> 0,05$.

III. 4. ALOMETRÍA ONTOGENÉTICA

La **alometría de tamaño** compara cambios contra el tamaño general a lo largo de una serie ontogenética. El tiempo está implícitamente incorporado pero no especificado. La alometría de tamaño se convierte en una herramienta muy útil a la hora de evaluar cambios interespecíficos desde una perspectiva evolutiva dentro de un linaje (Davis 1962; Radinsky 1984; Hayssen y Kunz 1996; Silva 1998), o intraespecífica para convertirse en alometría de crecimiento (Nelson y Shump Jr 1978) describiendo las modificaciones relativas en las estructuras a medida que el animal crece.

La **alometría de crecimiento** considera el tiempo de cambio a lo largo de la vida de un individuo (Kunz y Robson 1995; Prestrud y Nilssen 1995; Maunz y German 1996; Stern y Kunz 1998). En relación a la anatomía cráneo-mandibular, el estudio de la alometría de crecimiento permite evaluar las modificaciones en la morfología a lo largo de la historia de vida y, en particular, en el proceso del cambio de una alimentación basada en la succión (amamantamiento) a una dieta con masticación activa. Además, en un contexto filogenético, en taxones hermanos que alcanzan diferentes tamaños corporales, con superposición de adultos y juveniles de los distintos taxones, una pequeña desviación o desplazamiento en las tendencias alométricas permitirían apreciar una posible separación de nicho basada ya sea en la forma o en el tamaño (ver Cap. I. Marco teórico y definiciones). Estos estudios se encuentran condicionados por la disponibilidad de juveniles y subadultos (lo cual suele ser poco frecuente en colecciones de mamíferos actuales). Por tal motivo, y debido al diferente tamaño corporal entre los adultos, solo pudo ser aplicado a los nesodontinos (Notoungulata, Toxodontia). Las formas santacrucenses proveen una muestra inusual para estudios ontogenéticos debido a la disponibilidad de series ontogenéticas completas (Figura I.15). Trabajos de campo recientes (Vizcaíno *et al.* 2006a; Vizcaíno *et al.* 2010) suministraron una gran colección de cráneos de nesodontinos, la cual junto a otras ya existentes (véase Cap. II. Materiales) brindan una excelente serie ontogenética tanto para *Adinotherium* como para *Nesodon*.

La serie ontogenética de *Adinotherium ovinum* quedó constituida por 23 especímenes mientras que la de *Nesodon imbricatus* solo por 11. Se seleccionaron los individuos mejor conservados y con menor grado de deformación por carga litostática de ambas especies.

Las clases de edades (juveniles, subadultos y adultos) fueron estimados a partir de la fórmula dental y observaciones sobre la fusión de las suturas del basicráneo (Scott 1912; Morris 1972). Para el estudio alométrico se utilizaron 17 medidas craneanas (Figura III.5) incluyendo largo, ancho y alto de varios componentes neurocranianos y esplacnocraneanos.

El tamaño total se estimó utilizando el largo total del cráneo, debido a que es una medida considerada un buen estimador de la masa corporal en ungulados actuales y para la mayoría de los mamíferos en general, y no afectada por tendencias alométricas (Janis 1990a; Emerson y Bramble 1993). En este estudio los coeficientes alométricos se interpretan como tasas de tamaño (Simpson *et al.* 1960; Gould 1966; Nelson y Shump Jr 1978). La relación de cada variable con el largo total del cráneo fue examinado mediante la siguiente ecuación de alometría:

$$\log (y) = \log (b_0) + b_1 \log (x) + \log (e);$$

donde y es cada una de las variables craneanas medidas, $a = \log (b_0)$ es la ordenada al origen, b_1 es la pendiente, x es el largo total del cráneo y e es el término del error.

Esta ecuación se deriva de la función de potencia de crecimiento $y = b_0 x^{b_1} e$, tomando los logaritmos en base 10 a ambos lados (Alexander 1985; Silva 1998). La significancia de los coeficientes alométricos fue evaluada por medio de pruebas de t de dos colas con un nivel de significancia de 0,05. La desviación de la isometría fue evaluada comparando los coeficientes alométricos con el valor esperado bajo similitud geométrica (Alexander 1985). Los coeficientes esperados bajo isometría son igual a 1,0 para las variables involucradas debido a que todas ellas son medidas lineales.

Seguidamente se realizaron pruebas F con el coeficiente igual a 1 (uno) para evaluar desviaciones de la isometría (Warton y Weber 2002). Las alometrías negativas se detectaron cuando el coeficiente resultó significativamente menor al esperado y positivas cuando el coeficiente resultó mayor al esperado (Emerson y Bramble 1993). Las ecuaciones de regresión de mínimos cuadrados ordinarios (MCO en adelante) es un método para obtener rectas para la predicción de la variable Y que asume una variable independiente claramente identificada con ningún error de medición o variación natural (Hair *et al.* 1995; Zar 1999). Por otro lado, las regresiones del eje mayor “*major axis*” (en adelante MA) o eje mayor

reducido o estándar “*standardized major axis*” (en adelante SMA) pueden ser utilizados para describir un eje o línea de mayor ajuste (Legendre y Legendre 1998). El propósito de ajustar la línea de regresión no es predecir Y a partir de X, sino resumir la relación entre ambas variables. La línea de MA es la que minimiza la suma de cuadrados de las distancias más cortas desde los puntos a la línea, de modo que en este método los residuos se miden de manera perpendicular a la misma. La línea de SMA es calculada sobre los datos estandarizados, luego reescalados a los ejes originales que permite variación en ambas dimensiones, de manera que los residuos se miden oblicuos a las direcciones de X e Y sin igual peso en la medición de las distancias a la línea. Ambos MA y SMA son métodos más apropiados para las aproximaciones alométricas (vease a Warton *et al.* 2006 para una revisión detallada en sobre el tema). Para este trabajo se calcularon los coeficientes alométricos mediante SMA y MA para todas las variables. Los coeficientes, parámetros estadísticos y pruebas fueron realizados con el paquete estadístico R con el paquete SMART (Warton y Weber 2002).

III.5. ECOMORFOLOGÍA

La ecomorfología o morfología ecológica (tal como la definiera van der Klaauw 1948, véase Cap. I. Marco Teórico) se ocupa de la conexión entre la forma del animal y su entorno. Esta disciplina permite relacionar los patrones morfológicos de los taxones y sus expresiones funcionales atribuibles a su ecología. De este modo se obtiene una caracterización trófica a partir de variables morfométricas de especies actuales cuya ecología es conocida (*e.g.*, Spencer 1995 utiliza este enfoque para caracterizar a los bóvidos africanos). Los patrones así obtenidos son utilizados con el fin de caracterizar a una paleocomunidad o gremio (Kappelman *et al.* 1997; Spencer 1997).

En esta tesis se siguen dos aproximaciones metodológicas: la primera basada en la morfología clásica (utilizando variables morfológicas lineales) y un conjunto de herramientas de exploración de datos y aprendizaje computacional; la segunda utilizando configuraciones de *landmarks* tridimensionales y subsiguientes análisis de forma mediante métodos de superposición.

III.5.1. ECOMORFOLOGÍA UTILIZANDO TÉCNICAS DE APRENDIZAJE COMPUTACIONAL

Se utilizaron dos técnicas de aprendizaje computacional (descubrimiento del conocimiento – “*Knowledge discovery*”): análisis de discriminante y árboles de clasificación. El análisis de discriminante es una técnica clásica de la estadística multivariada que permite clasificar muestras nuevas dentro de grupos predefinidos utilizando las funciones obtenidas ajustadas para maximizar el cociente de la varianza intergrupar dividida por la varianza intragrupal. Sin embargo, no se utilizaron como análisis estadísticos en esta sección, en su lugar se utilizó el análisis de discriminante como una técnica de descubrimiento del conocimiento (Cios *et al.* 1998). Los árboles de clasificación desarrollados por Breiman *et al.* (1984) también son herramientas de descubrimiento del conocimiento (Larose 2004) que provienen de disciplinas del área de aprendizaje computacional (Michie *et al.* 1994). Debido a que los árboles de clasificación proveen una guía para la toma de decisiones, se los conoce también con el nombre de árboles de decisión.

Los árboles de clasificación son desarrollados utilizando diferentes medidas y se divide recursivamente la muestra en submuestras más homogéneas que representan pertenencia a clases, resultando en reglas de clasificación que relaciona valores o umbrales en la variable predictiva (Quinlan 1985; Rogan *et al.* 2008). Las ventajas de los árboles de decisión es que se representan como variables ordenadas jerárquicamente en lugar de presentarlas simultáneamente, de modo que resultan fáciles de interpretar y no asumen que la variable dependiente sigue una distribución estadística dada, por lo que constituyen modelos no paramétricos.

Los árboles de clasificación se consideran técnicas del descubrimiento del conocimiento (Krzysztof *et al.* 2007) y a diferencia de otros métodos tales como las redes neuronales (consideradas como técnicas de “caja negra”), el producto del aprendizaje puede ser representado explícitamente. El conocimiento descubierto es representado en formas de árboles cuyas ramas separan la muestra de acuerdo a características particulares que permiten clasificarla de acuerdo a las categorías establecidas previamente. El objetivo es obtener árboles cuyos terminales reúnan el mayor número de casos pertenecientes a una misma categoría. Esos terminales comparten entonces determinadas combinaciones de atributos (variables) que se presumen están relacionadas a la categoría a la cual pertenecen.

El conocimiento descubierto utilizando en combinación el análisis de discriminante y los árboles de clasificación que reúnen los atributos relacionados a cada categoría y su

discriminación se representan mediante gráficos que, en el caso de las variables morfométricas, representan morfoespacios bi o tridimensionales definidos por las combinaciones de atributos (variables) que de ella resultan.

Datos

Para esta sección una submuestra de 69 especímenes (47 Notoungulata, 19 Litopterna y tres Astrapotheria) fue seleccionada basada en la integridad (poca deformación por carga litostática) y disponibilidad de las variables condicionadas por la base de datos de referencia. La muestra de notoungulados quedó constituida por 20 especímenes de Nesodontinae (13 *Nesodon* y siete *Adinotherium*), 27 Typotheria (10 *Protypotherium*, 10 *Interatherium*, cuatro *Hegetotherium* y tres *Pachyrukhos*). La muestra de Litopterna incluye 15 Proterotheriidae (un *Anisolophus*, siete *Diadiaphorus*, cuatro *Tetramerorhinus* y tres *Thoatherium*), cuatro Machraucheniiidae del género *Theosodon* y tres especímenes de Astrapotheria del género *Astrapotherium* (Tabla III.6).

Para analizar la relación entre la morfología craniodentaria de los ungulados y sus aspectos ecológicos (*i.e.*, hábitat y comportamiento alimentario) se utilizaron 119 especies de artiodáctilos y perisodáctilos actuales distribuidos en 30 familias tomados de Mendoza *et al.* (2002).

Catorce medidas cranio-dentales y el índice de hipsodoncia (IH) fueron utilizados para este análisis (Figura III.4 y Tabla III.1). El alargo del diastema (JLB; Tabla III.1) fue medido desde la base del tercer incisivo hasta el primer premolar en los ungulados actuales y en los ungulados nativos con diastema: Astrapotheriidae, Proterotheriidae y entre los Typotheria solo en *Pachyrukhos*. El largo total de la mandíbula (JAW; Tabla III.1) se obtuvo sumando JLB (cuando está presente), JMA, LMRL y LPRL (Figura III.4 y Tabla III.1). El índice de hipsodoncia (IH) fue calculado siguiendo el procedimiento propuesto por Janis (1988) debido a que la muestra de ungulados actuales utilizada en esta sección pertenece a la base de datos generada por dicha autora. El IH, o también llamado cociente de la altura de la corona del tercer molar, se calculó como la altura de la corona, medida sobre radiografías, dividido por el ancho labio-lingual del diente. Para el cálculo del IH se utilizaron especímenes con mandíbulas completas y bien preservadas. La metodología propuesta por Janis (1988) implica la mensuración del tercer molar completamente erupcionado y sin desgaste. Sin embargo, en el registro fósil resulta altamente improbable encontrar especímenes que cumplan esta condición y resultaría una tarea inalcanzable examinar la variación de la altura de la corona entre terceros molares con y sin desgaste. Para este trabajo se asume que debido a la

euhypsodoncia de los tipoterios y del tercer molar de los nesodontinos el IH no varía significativamente a lo largo de la vida del individuo, asumiéndolo comparable al IH de Janis (1988). Solamente para *Pachyrukhos* no se pudo calcular el HI debido a la falta de mandíbulas completas para tomar radiografías.

Tabla III.6. Listado de especímenes santacrucenses utilizados en los análisis ecomorfología utilizando técnicas de aprendizaje computacional.

NOTOUNGULATA		
TOXODONTIA		
Toxodontidae	<i>Adinotherium</i>	AMNH 9141, 9517; MACN-SC 4355; MPM-PV 3667, 3668. YPM-PU 15003, 15136.
	<i>Nesodon</i>	AMNH 9128, 9168, 9192, 9510. MACN-A 775, 5145; MLP 12-250. YPM-PU 15000, 15215, 15256, 15260, 15336, 15492.
TYPOTHERIA		
Interatheriidae	<i>Interatherium</i>	AMNH 9483; MPM-PV 3469, 3471, 3527, 3528. YPM-PU 15100, 15296, 15300, 15401, 15554.
	<i>Protypotherium</i>	AMNH 9187, 9565; MACN-A 3920, 3991. MPM-PV 3470, 3530, 3531, 3661; YPM-PU 15386, 15828.
Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium</i>	AMNH 9159; MPM-PV 3481; YPM-PU 15298, 15542.
	<i>Pachyrukhos</i>	AMNH 9219, 9283; YPM-PU 15744.
LITOPTERNA		
Proterotheriidae	<i>Anisolophus</i>	YPM-PU 15996
	<i>Diadiaphorus</i>	AMNH 9196, 9291; MPM 3397. MACN-A 9137, 2711-12, 9180-82, 9200-9208.
	<i>Tetramerorhinus</i>	MACN-A 8970-71; YPM-PU 15436, 15732, 15722.
	<i>Thoatherium</i>	MACN-A 2958; YPM-PU 15714, 15719.
Macraucheniidae	<i>Theosodon</i>	MACN-A 2487-90, 9209-51, 9297; YPM-PU 15164.
ASTRAPOTHERIA		
Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium</i>	AMNH 9278; YPM-PU 15142, 15332.

El IH es una variable independiente del tamaño. Para satisfacer la misma condición que en las otras medidas utilizadas se dividió cada una de ellas por el largo de la serie de molares inferiores (LMRL) ya que resulta ser la mejor correlacionada con la masa corporal para todos los ungulados actuales (Janis 1990a) y ha sido frecuentemente utilizada en varias contribuciones (Spencer 1995; Mendoza *et al.* 2002, 2005; Mendoza y Palmqvist 2006, 2008). En adelante al referirnos a cada variable se entiende que se hace referencia al valor relativo y no al valor crudo.

Análisis

Se sigue aquí el mismo procedimiento de Mendoza (2007) y de Mendoza y Palmqvist (2008), con el fin de esclarecer la relación entre la morfología craneomandibular y los aspectos ecológicos de los ungulados actuales. El “conocimiento descubierto” (en el sentido de las técnicas empleadas) es luego empleado para inferir el hábitat y el comportamiento alimentario de los tres órdenes de ungulados santacrucenses. En los fósiles, la evidencia morfológica está restringida a las medidas disponibles para cada espécimen, de modo que, dependiendo de las variables del conjunto de referencia interpretadas en relación a los aspectos ecológicos, podrán utilizarse diferente número de especímenes.

El procedimiento seguido aquí es un análisis jerarquizado para identificar la correlación entre morfología y tipos de hábitat y luego el comportamiento alimentario dentro de cada categoría de hábitat, en oposición a Spencer (1995) quien evaluó las preferencias de hábitat dentro de las categorías de dieta.

Para el primer set de análisis realizado para caracterizar los tipos de hábitat, las especies del conjunto de referencia fueron clasificadas en tres categorías (Mendoza *et al.* 2005):

1. Ambientes abiertos caracterizados por sabanas sin árboles o con árboles distribuidos espaciadamente, pastizales, desiertos secos o estepas semidesérticas.
2. Ambientes mixtos caracterizados por ecotonos, sabanas arboladas, montes arbustivos, bosques abiertos e incluyendo aquellas especies que viven tanto en ambientes abiertos y cerrados sin preferencia por alguno de ellos.
3. Ambientes cerrados caracterizados por selvas, bosques ribereños, deciduos o siempre verdes.

De las 119 especies de ungulados actuales, 58 fueron categorizadas como de ambientes abiertos, 31 como de ambientes mixtos y 30 como de ambientes cerrados. Mendoza y Palmqvist (2008) interpretaron que el largo relativo del diastema (JLB; Tabla III.1) es la

mejor variable de la mandíbula, junto con el índice de hipsodoncia (IH), para discriminar especies de ambientes abiertos de mixtos. Dado que, excepto *Pachyrhinos*, todos los notoungulados carece de diastema, el resto de las variables fueron reexaminadas incluyendo el largo total relativo de la mandíbula para determinar cuál de ellas se puede utilizar en reemplazo de JLB, incluyendo así a toda la muestra de ungulados santacrucenses en un mismo análisis.

Las categorías mayormente utilizadas para caracterizar la dieta son ramoneadores (browsers) y pastadores (grazers), a la que se suma una categoría dietas intermedias (intermediate feeders o mixed feeders). Hofmann y Stewart (1972) y más recientemente Spencer (1995) llamaron la atención sobre la ambigüedad de dichos términos. Bargo y Vizcaíno (2008) realizaron una extensa revisión bibliográfica e histórica del uso de los mismos. Estos autores sostienen que para la caracterizar los hábitos alimentarios de los organismos fósiles, en lugar de utilizarse dichos términos, deben basarse en las principales propiedades físicas del ítem alimentario inferido a partir de la evidencia morfológica. En esta tesis se utilizan las categorías arriba señaladas tal como fueron definidas en los trabajos de Mendoza y Palmqvist (2006, 2008) para expresar los tipos de vegetación ingeridas, sin distinguir entre forrajeadores selectivos y no selectivos (Solounias y Moelleken 1993).

Para el segundo set de análisis, realizado para caracterizar el comportamiento alimentario, las especies fueron subdivididas en cinco comportamientos alimentarios diferentes (Mendoza y Palmqvist 2006, 2008):

1. Pastadores, cuya alimentación está compuesta principalmente por pastos (monocotiledóneas).
2. Intermedios, incluye aquellas especies que consumen tanto pastos como dicotiledóneas, dependiendo de la disponibilidad
3. Ramoneadores, cuya dieta consiste principalmente en dicotiledóneas.
4. Frugívoros, cuya alimentación consiste predominantemente en frutos y otros materiales blandos no fibrosos.
5. Omnívoros, cuya dieta está compuesta por material vegetal no fibroso, hongos y pudiendo incorporar ocasionalmente tejidos animales (invertebrados o vertebrados).

Las especies de ambientes abiertos y mixtos incluyen tres tipos de comportamientos alimentarios: pastadores, intermedios y ramoneadores (Figura III.7). En cambio las especies de ambientes cerrados pueden clasificarse en cuatro categorías de dieta: intermedios, ramoneadores, frugívoros u omnívoros. (Figura III.7).

Categorías de dieta por tipo de ambiente

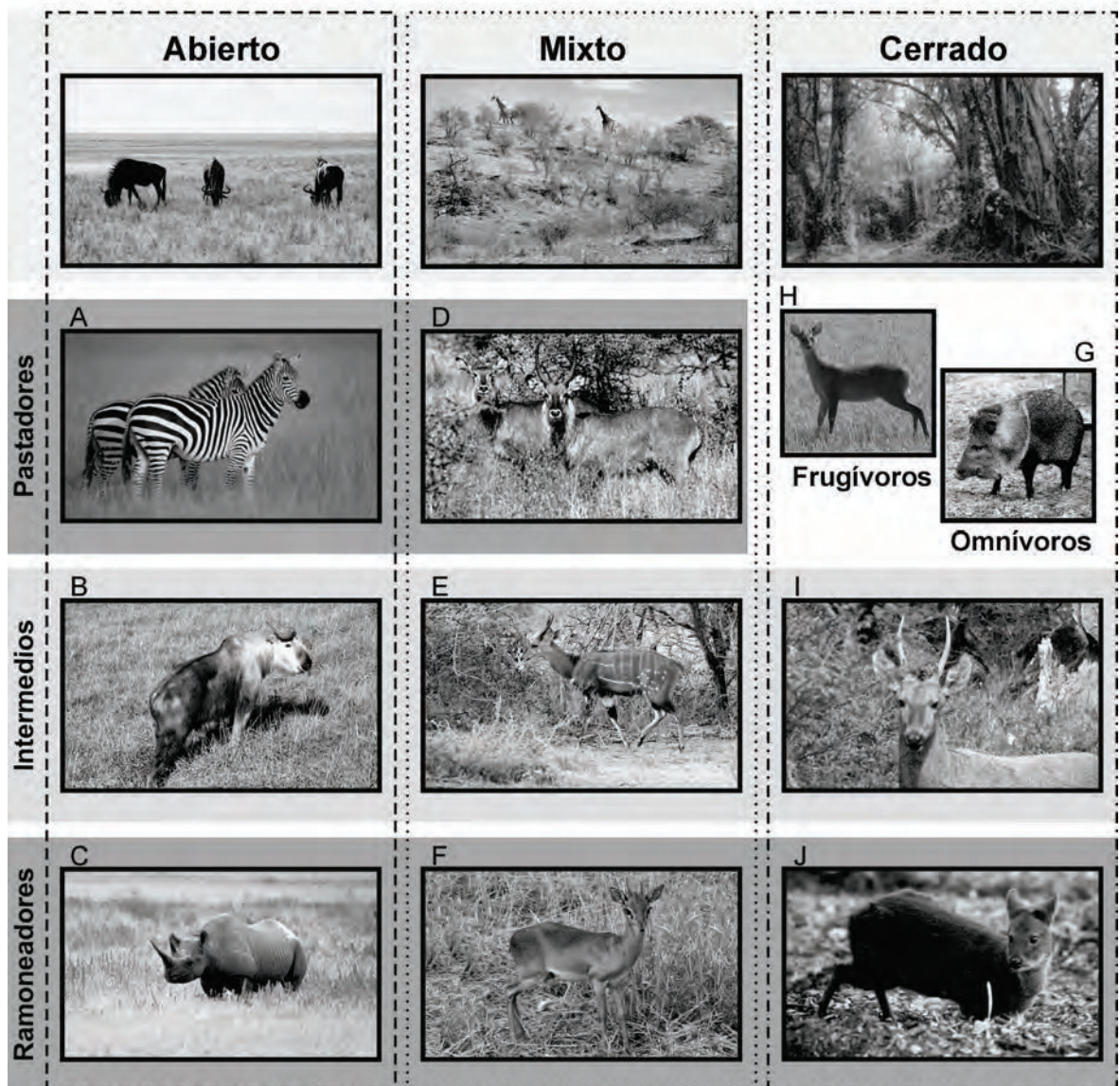


Figura III.7. Categorías de Hábitat: abierto, ejemplificado por sabana de Namibia, mixto, colinas de Namibia, cerrado, selva valdiviana. Representantes de las categorías de dieta: **A.** zebras *Equus quagga*, **B.** takin *Budorcas taxicolor*, **C.** rinoceronte negro *Ceratotherium simum*, **D.** Antilope de agua *Kobus ellipsiphrus*, **E.** kudu pequeño *Tragelaphus imberbis*, **F.** madocua de Ghünter *Madoqua ghuenteri*, **G.** pecarí de collar *Pecari tajacu*, **H.** corzuela colorada *Mazama americana*, **I.** huemul *Hippocamelus bisulcus*, **J.** pudú del sur *Pudu puda*.

La probabilidad de obtener una buena discriminación entre los grupos comparados meramente por azar aumenta con el número de variables involucradas. Por lo tanto, solo fueron considerados aquellos patrones basados en un número limitado de variables. Considerando 14 medidas, existen 455 combinaciones posibles que involucren tres o menos.

Las herramientas de descubrimiento del conocimiento son utilizadas con el fin de identificar aquella combinación de dos o tres variables que permitan una mejor caracterización de los grupos ecológicos.

La región ocupada por cada grupo en un espacio definido por la combinación de dos o tres variables constituye un subespacio del morfoespacio total definido por las 14 variables, que representa el patrón morfológico que caracteriza a cada categoría (Mendoza 2007). La posición ocupada por los especímenes de ungulados santacrucenses en esos subespacios, optimizados para la caracterización del grupo, fue cuidadosamente analizada para inferir la preferencia de ambiente y el comportamiento alimentario.

III.5.2. ECOMORFOLOGÍA UTILIZANDO MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

Datos

Para esta sección se utilizaron dos submuestras basadas en la integridad (poca deformación por carga litostática) y disponibilidad del conjunto de *landmarks* utilizados en cada pieza (cráneo y mandíbula). La submuestra de cráneos quedó constituida por 47 especímenes (Tabla III.7): 37 Notoungulata (16 Nesodontinae –tres *Nesodon* y trece *Adinotherium*–, 21 Typotheria –11 *Protypotherium*, seis *Interatherium*, tres *Hegetotherium* y un *Pachyrukhos*–), ocho Litopterna (siete Proterotheriidae –tres *Diadiaphorus*, tres *Tetramerorhinus* y un *Thoatherium*– y un Machraucheniidae –*Theosodon*–) y dos Astrapotheria (*Astrapotherium*).

La submuestra de mandíbula quedó constituida por 35 especímenes (Tabla III.7): 24 Notoungulata (10 Nesodontinae –ocho *Nesodon* y dos *Adinotherium*–, 14 Typotheria –cinco *Protypotherium*, ocho *Interatherium* y un *Pachyrukhos*–), ocho Litopterna (siete Proterotheriidae –un *Anisolophus*, dos *Diadiaphorus*, un *Tetramerorhinus* y un *Thoatherium*– y tres Machraucheniidae –*Theosodon*–) y tres Astrapotheria (*Astrapotherium*).

La muestra de especímenes actuales utilizada como marco de referencia para evaluar los patrones de formas relacionados con las variables ecológicas consiste en una base de datos propia colectada a tal efecto (Apéndice I). Esta base está constituida por 511 especímenes de distribuidos en los órdenes Hyracoidea (25 especímenes), Artiodactyla (443 especímenes) y Perissodactyla (43 especímenes), representando todas las familias reconocidas de dichos órdenes. Adicionalmente, y sólo para cráneo, se incorporaron 113 Macropodidae (Milne y O'Higgins 2002).

Análisis

Para esta sección se siguieron las aproximaciones del campo de la morfometría geométrica (Dryden y Mardia 1998). Fueron utilizados dos programas de uso corriente en la disciplina que soportan datos en tres dimensiones, *Morphologika* 2.5 (<http://www.york.ac.uk/res/fme/resources/software.htm>) (O'Higgins 1999, 2000a, b) y MorphoJ (Klingenberg 2010).

Tabla III.7. Listado de especímenes santacrucenses utilizados en los análisis de ecomorfología mediante morfometría geométrica.

NOTOUNGULATA		
TOXODONTIA		
Toxodontidae	<i>Adinotherium</i>	AMNH 9141, 9571, 9532; MACN-SC 4355; MLP 12-5, 84-III-9-10. MPM-PV 3476, 3666, 3667; MACN-A 923, 926, 5346; YPM-PU 15118, 15382
	<i>Nesodon</i>	AMNH 9192, 9510. MACN-A 775, 5145; MLP 12-250. YPM-PU 15000, 15252, 15256, 15260, 15336, 15492.
TYPOTHERIA		
Interatheriidae	<i>Interatherium</i>	AMNH 9299, 9483; MPM-PV 3469, 3471, 3527, 3528. YPM-PU -1502, 15043, 15100, 15296, 15300, 15554.
	<i>Protypotherium</i>	AMNH 9226, 9260, 9286, 9482, 9534, 9565; MPM-PV 3470, 3959 MACN-A 3882; YPM-PU 15189, 15195, 15650, 15665, 15828.
Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium</i>	AMNH 9159; MPM-PV 3526; YPM-PU 15542.
	<i>Pachyrukhos</i>	AMNH 9219, 9283.
LITOPTERNA		
Proterotheriidae	<i>Anisolophus</i>	YPM-PU 15996
	<i>Diadiaphorus</i>	AMNH 9196, 9270, 9291; MPM 3397; MACN-A 9200-9208.
	<i>Tetramerorhinus</i>	MACN-A 5971, 8666, 8970-71.
	<i>Thoatherium</i>	AMNH 9245; YPM-PU 15719.
Macraucheniidae	<i>Theosodon</i>	MACN-A 2487-90, 9297; YPM-PU 15164.
ASTRAPOTHERIA		
Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium</i>	AMNH 9278; YPM-PU 15142, 15332, 15261.

El paso previo al análisis consiste en la superimposición de configuraciones de *landmarks* de los especímenes, mediante las transformaciones de rotación, traslación y reflexión, con el fin de quitar la variación espacial que no es debida estrictamente a la forma. Existen varios procedimientos para alinear las configuraciones de *landmarks*. En esta tesis se utilizó el análisis generalizado de Procrustes (GPA; Generalized Procrustes Analysis; Rohlf 1990a) integrado en los módulos de los programas utilizados. Las transformaciones mencionadas son iteradas hasta que el ajuste por mínimos cuadrados de los *landmarks* homólogos de todos los especímenes se acerquen lo más posible (o aún coincidan) a la forma consenso (media de todas las configuraciones de landmarks; Richtsmeier *et al.* 2002; Zelditch *et al.* 2004). El tamaño de centroide de cada configuración de *landmarks* es almacenado para evaluar posteriormente la relación de los patrones de forma que pudieran estar vinculados al tamaño (Milne y O'Higgins 2002).

Después de las transformaciones por GPA, cada espécimen es considerado un punto en el espacio de *forma* o espacio curvo de Kendall, cuya métrica está basada en la distancia de Procrustes (Bookstein 1991; Slice 2001). El espacio de Kendall es un espacio curvo, no euclidiano, por cuanto para explorar la variación de la forma mediante análisis multivariados (Componentes principales y análisis de discriminante) las configuraciones de *landmarks* deben proyectarse al espacio tangente (Bookstein 1996).

El análisis de componentes principales o PCA, fue desarrollado por Hotelling en la década siguiente a 1930. Es un método multivariado donde se obtiene un nuevo conjunto de variables llamada factor o *componente principal* (CP) y constituye un nuevo eje que representa mejor la dispersión de los datos, sobre el cual la varianza proyectada es máxima. El segundo componente principal, ortogonal al primero, es el que contiene la mayor cantidad posible de la varianza restante y así sucesivamente, hasta que la varianza restante es cero. Cada componente está definido por un *autovector* de la matriz de varianza-covarianza y su *autovalor* es la varianza contenida en él. A la hora de decidir cuántos componentes se han de retener se emplean básicamente tres criterios:

- i) Retener el número de componentes que conjuntamente expliquen una proporción preestablecida, habitualmente el 75 % de la varianza total.
- ii) Retener sólo los componentes cuyos autovalores sean superiores a 1.
- iii) Retener un número preestablecido de componentes principales.

Los componentes principales se extrajeron con los programas mencionados y se utilizó *Morphologika 2.5* para examinar la variación de forma a lo largo de cada componente. Este programa permite una mejor visualización de las configuraciones de *landmarks* utilizando

modelos tridimensionales sombreados que pueden rotarse y escalarse para apreciar mejor el cambio de la forma. La visualización realizada por el programa consiste en deformar el *consenso* a lo largo de cada componente (CP) de interés. Para ello suma el producto del *autovector* (del CP de interés) y el valor (PC *score*) sobre dicho CP (Kent 1994) a las coordenadas cartesianas de la forma consenso. Adicionalmente, el patrón de distribución taxonómico y ecológico sobre cada componente fue evaluado para detectar los patrones de *forma* relacionados con los hábitos tróficos. Las diferentes posiciones de los taxones fósiles en los morfoespacios definidos permiten realizar inferencias paleoautecológicas.

Adicionalmente se evaluó la relación de los patrones de *forma*, representada en cada componente principal, que pudieran estar vinculados al tamaño y el índice de hipsodoncia (IH) mediante análisis de regresión (Milne y O'Higgins 2002).

III.6. MECÁNICA MANDIBULAR

Los sistemas músculo-esqueléticos de los vertebrados pueden ser analizados como máquinas, es decir mecanismos que transmiten fuerzas de un lugar a otro del sistema, generalmente con un cambio de magnitud (Hildebrand 1988). Por lo tanto, existe una fuerza de entrada (F_e) que se aplica al sistema y una fuerza de salida (F_s) derivada de la misma.

El aparato masticatorio generalmente actúa como una palanca de tercer orden, donde la fuerza de entrada (F_e) se encuentra entre el pivot y la fuerza de salida (F_s). El sistema de palanca transmite estas fuerzas pivotando en la articulación cráneo-mandibular. Las distancias entre el punto de aplicación de las fuerzas y el pivot es un segmento de la palanca, denominado respectivamente brazo de momento (o de palanca) de entrada (M_e) y brazo de momento de salida (M_s) (Figura III.8). Cuando el *m. masseter* se contrae la F_e tira del *angulus mandibulae* y se genera una fuerza de cierre de la mandíbula (F_s). El brazo de momento de entrada (M_e) correspondería a la longitud perpendicular entre el pivot y la línea de acción del músculo, el de salida (M_s) a la del segmento perpendicular desde la articulación cráneo-mandibular hasta el punto donde se aplica la mordida sobre la serie dentaria (Figura III.9). Así, cuando el sistema está en equilibrio, se cumple la siguiente igualdad:

$$F_e M_e = F_s M_s$$

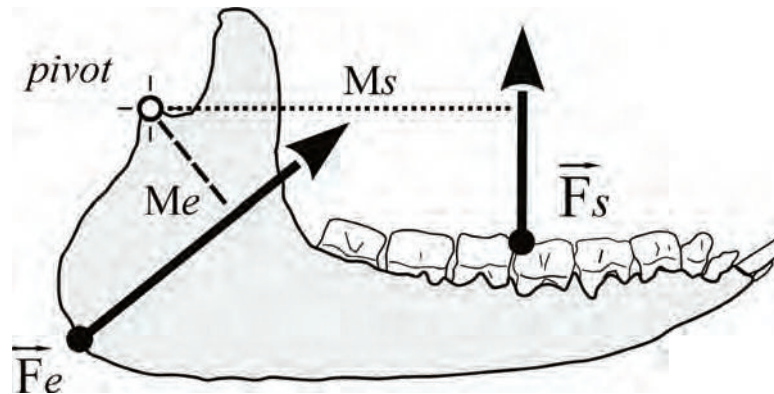


Figura III.8. Sistema de palanca de tercer orden ejemplificado en la mandíbula de *Diadiaphorus*. Abreviaturas: Fe, fuerza de entrada; Fs, fuerza de salida; Me, brazo de entrada; Ms, brazo de salida.

De esta manera, podemos obtener cualquiera de las variables deseadas, si se conocen las demás.

$$F_s = F_e M_e / M_s$$

De la ecuación anterior se desprende que para producir un incremento en la F_s , manteniendo la F_e constante, debe aumentarse el M_e o disminuir M_s . El análisis del sistema de palancas y la relación entre sus brazos de momentos (en un equilibrio estático), permite detectar si la ventaja mecánica del sistema favorece el desarrollo de fuerza o de velocidad.

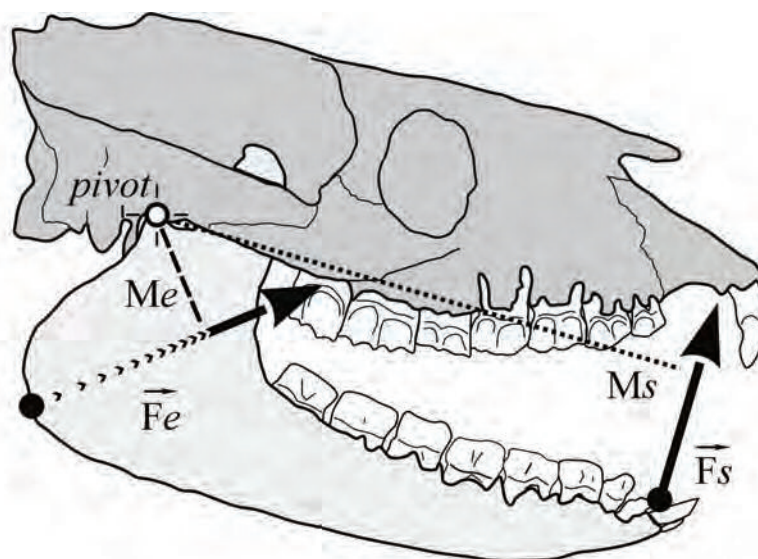


Figura III.9. Sistema de palanca de tercer orden ejemplificado el cierre de la mandíbula durante la contracción del *m. masseter* en *Diadiaphorus*. Abreviaturas *idem* Figura III.8.

En este trabajo se realizó una extensión al plano tridimensional del modelo geométrico propuesto por Vizcaíno *et al.* (1998) para calcular los brazos de palanca en especímenes fósiles cuando la línea de acción de los músculos no puede ser determinada. Dicho modelo consiste en tomar los puntos más extremos de las áreas de origen e inserción de los músculos y calcular los brazos desde los extremos y cinco posiciones intermedias para así obtener luego un brazo de palanca promedio, el cual se asume representa la línea de acción de la musculatura en cuestión.

Siguiendo la metodología propuesta por estos autores, primero se realizó la reconstrucción de las áreas de origen e inserción de los músculos masticatorios (*m. masseter* y *m. temporalis*) de acuerdo a lo descrito más arriba (III.1.1. Morfología Cráneo-mandibular). Luego se calcularon los brazos de palanca de los músculos de la siguiente manera: utilizando las configuraciones de *landmarks* definidas previamente, se agregaron *semilandmarks* sobre el borde inferior del *arcus zygomaticus* (sitio de origen del *m. masseter*), sobre la *crista* (o *línea* según el caso) *temporalis* en el cráneo y en el borde del *angulus mandibulae* a lo largo de la cicatriz del *m. masseter*, y a lo largo del *processus coronoideus* de la mandíbula sobre la cicatriz del *m. temporalis* (Figura III.6A y B). Los *semilandmarks* fueron luego relajados y reducidos a cinco (en total) utilizando el programa “resample” de NYCEP (Reddy *et al.* 2007; <http://pages.nycep.org/nmg/programs.html>).

Para poder calcular los brazos de palancas, cráneo y mandíbula deben estar articulados. Dado que raramente el cráneo y la mandíbula se encuentran totalmente completos y articulados en el registro fósil y que muchas veces una mínima deformación dificulta articular manualmente ambos elementos para su digitalización, la articulación de dichos elementos se obtuvo digitalmente. El procedimiento de articulación se realizó de la siguiente manera:

- a. **Selección de landmarks:** se utilizaron *landmarks* de referencia en ambas unidades (Figura III.6): borde anterior del primer premolar funcional, borde posterior último molar, borde externo e interno del cóndilo articular de la mandíbula (*Processus condylaris*), borde exterior e interior del tubérculo articular (*tuberculum articulare*) en la cavidad glenoidea (*Facie articularis*).
- b. **Reflexión:** dado que normalmente solo se dispone de una sola hemimandíbula o ambas no guardan el mismo grado de preservación, se eligió la más completa y se reflejó utilizando como plano de simetría la sínfisis mandibular con el código en R desarrollado por Annat Haber (Apéndice III).

- c. **Proceso de articulación:** el proceso de articulación digital se realizó con el código en R desarrollado por Annat Haber (Apéndice IV) para unificar vistas dorsales y ventrales digitalizadas separadamente. Este código, aproxima ambas configuraciones de *Landmarks* utilizando los *landmarks* en común entre ambas vistas, mediante la superposición de Procrustes, obteniéndose una nueva configuración de *landmarks* que contiene la totalidad de la forma.
- d. **Ajuste de la articulación:** la integridad de articulación así obtenida se evaluó gráficamente y analíticamente comparando las distancias desde los bordes externos del *processus condylaris* de la mandíbula (*condylion lateral*) y el *tuberculum articulare* del cráneo. Si el ancho bicondilar (cdl-cdl) es mayor o menor al correspondiente al de los tubérculos articulares, el primero se lleva al segundo realizando una rotación sobre el eje sinfisario mediante el código en R del Apéndice V. Posteriormente se repite el proceso de articulación descrito en el punto (c).

El paso siguiente consiste en calcular los brazos de palanca de las líneas de acción hipotéticas de los músculos. Las distancias perpendiculares a la línea de acción desde el pivot fueron calculadas mediante la proyección ortogonal (Figura III.10). Para ello se definen tres puntos en el espacio (R3) que corresponden a *landmarks* anatómicos: (A) correspondiente a la cicatriz en el origen más anterior, (B) el pivot y (C) el punto más anterior de la inserción del músculo. Se definen los vectores \vec{u} y \vec{w} , el primero es tiene origen en A y va en dirección de B, el segundo tiene origen en A y va en dirección de C. Al proyectar ortogonalmente el vector \vec{u} sobre \vec{w} se obtiene el vector \vec{tw} que define el punto donde se mediría la distancia h al punto B (*pivot*) ortogonal al vector \vec{w} . La distancia h representa, entonces, el brazo de palanca de la fuerza de entrada, con una línea de acción definida en la misma dirección y con sentido contrario que el vector \vec{w} . La distancia h se calcula como la norma de la resta de \vec{u} menos \vec{tw} .

$$\begin{aligned} \vec{u} &= \overline{AB} & \vec{tw} &= \text{proy}_{\vec{w}} \vec{u} = \frac{\vec{w} \cdot \vec{u}}{\vec{w} \cdot \vec{w}} \vec{w} \\ \vec{w} &= \overline{AC} \\ h &= \|\vec{u} - \vec{tw}\| \end{aligned}$$

El vector w tiene igual dirección y sentido opuesto a la línea de acción más anterior hipotética del músculo (Figura III.10). La distancia h corresponde entonces al brazo de palanca para cada línea de acción. Entonces para cada músculo el brazo de palanca es el promedio de cinco líneas de acción que van desde el punto más anterior al más posterior de la inserción (tres de los cuales se ejemplifican para el *m. masseter* en la Figura III.10).

El valor de cada h_i (con $i=5$) para cada uno de los dos músculos masticatorios se obtuvo mediante el siguiente código en R

```
u<-B-A
for (i in 1:5)
{
  C<-M[i]; w<-C-A
  proyuw<-((sum(w*u)/sum(w*w))*w)
  h[i]<-sqrt(sum((u-proyuw)^2))
}
H<-mean(h)
```

donde **A** es un vector de tres elementos con las coordenadas del *landmark* del sitio de origen del músculo, **B** es un vector de tres elementos con las coordenadas del *landmark* del pivot en la articulación, **M** una matriz con 5 filas (*semilandmarks* relajados del área de inserción) y 3 columnas (número de dimensiones) y **h** un vector de 5 elementos vacíos (**NA**) al iniciarse el bucle que serán reemplazados por los brazos de palanca para obtener la media final almacenada en **H**.

Este procedimiento se repite cinco veces para músculos como el *m. masseter* y el *m. temporalis* que no posee un único origen ligamentoso, donde A es ahora cada uno de los cinco *semilandmarks* que describen la curva de origen del músculo (borde ventral del *arcus zygomaticus*, *linea temporalis* para *masseter* y *temporalis* respectivamente).

Los brazos de palanca de la fuerzas de salida, se calcularon como las distancias perpendiculares desde el punto de pivot al vector ubicado sobre los puntos perpendiculares al plano oclusal de los dientes mandibulares. Los puntos para las fuerzas de salida son: el borde más anterior sobre la sínfisis mandibular (*infradentale*), primer premolar funcional, punto de contacto entre el último premolar y primer molar, y último molar. Para ello se define el plano

oclusal como aquel al que pertenecen los bordes anteriores y posteriores de la serie dentaria mandibular de cada hemimandíbula. Considerando el hecho de que bastan tres puntos en el espacio de R3 para definir un plano geométrico y que en esta contribución se emplean cuatro, el plano se calculó como aquél al cual la distancia de procrustes a cada punto es mínima. Luego las distancias entre el pívot y cada uno de los puntos indicados se calcularon como las distancias paralelas al plano (que equivalen a la perpendicular al vector perpendicular al plano). Todo esto se efectuó utilizando el siguiente código en R:

```
#definición del plano oclusal
Mm <- X[plano,]; cent<-apply(Mm[,1:3],2,mean)
Xc <- cbind(X[,1]-cent[1],X[,2]-cent[2],X[,3]-cent[3])
W <- Xc[midline,]; V<-svd(W)$v; Xa <- Xc%%V
# calcular Brazos de salida
Momsal<-NA
for (i in 1:length(fsal))
{ Momsal[i]<- sqrt(sum((Xa[piv,1:2]-Xa[fsal[i],1:2])^2)) }
```

donde **X** es la matriz de *landmarks* de tres dimensiones de ambas hemimandíbulas, **plano**, **fsal** y **piv** son vectores con los índices de las filas que contienen respectivamente los *landmarks* que definen el plano oclusal, los puntos donde se aplica la fuerza de salida y el pívot (*condylion lateral*).

La muestra de ungulados santacrucenses queda entonces definida por aquellos especímenes de los que se dispone de cráneo y mandíbula, con un estado de preservación adecuado para el análisis (Tabla III.8). Como muestra testigo para evaluar la coherencia de los resultados obtenidos y a la vez utilizada como marco de referencia se utilizaron ocho especímenes de mamíferos vivientes los cuales fueron digitalizados en oclusión. Dicha muestra consiste en carnívoros, omnívoros y herbívoros (Tabla III.9).

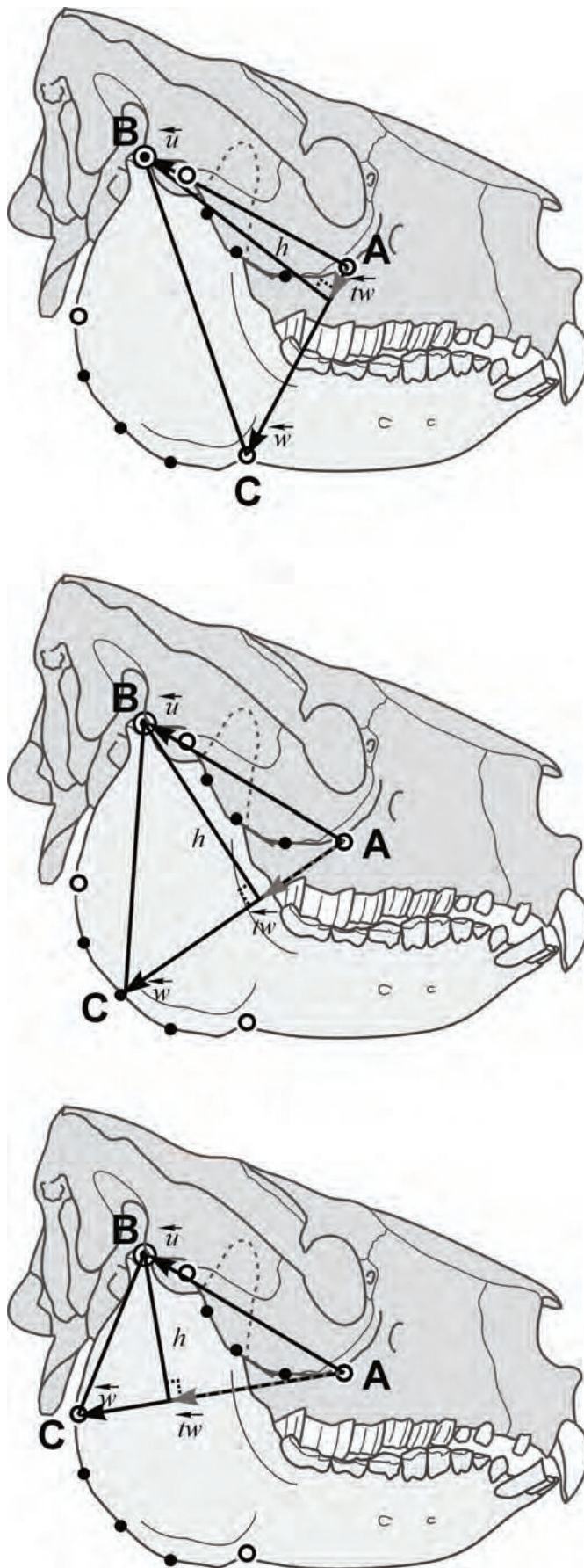


Figura III.10. Cráneo y mandíbula de *Adinotherium* articulados. Se ejemplifica los pasos primero, intermedio y último para calcular los brazos de palanca del *m. masseter*. **A** – origen ligamentoso del *m. masseter*.; **B** – articulación craneomandibular; **C** – inserción (de más anterior a más posterior) del *m. masseter*. en el ángulo mandibular; **Círculos negros** – landmarks que reflejan los puntos más extremos del origen/inserción de los músculos; **Discos negros** – semilandmarks relajados representando puntos intermedios de las cicatrices musculares; \vec{u} – vector AB; \vec{w} – vector AC que posee la misma dirección y de sentido opuesto a la hipotética línea de acción del músculo; tw – proyección ortogonal de \vec{u} sobre \vec{w} ; h distancia entre el pivot (B) y el vector w perpendicular a este último, resultante de calcular la norma de la resta entre los vectores \vec{u} y tw la cual se interpreta como el brazo de palanca para la línea de acción hipotetizada

Tabla III.8. Listado de especímenes de ungulados santacrucenses utilizados en mecánica mandibular

NOTOUNGULATA		
TOXODONTIA		
Toxodontidae	<i>Adinotherium</i>	MACN-SC 4355; MPM-PV 3666; MACN-A 5352-53.
	<i>Nesodon</i>	YPM-PU 15000, 15256, 15336, 15492.
TYPOTHERIA		
Interatheriidae	<i>Interatherium</i>	MPM-PV 3469, 3471, 3527; YPM-PU 15296, 15401.
	<i>Protypotherium</i>	AMNH 9482, 9565; YPM-PU 15828.
Hegetotheriidae	<i>Pachyrukhos</i>	AMNH 9283.
LITOPTERNA		
Protherootheriidae	<i>Diadiaphorus</i>	AMNH 9291; MPM 3397; MACN-A 9200-9208, 9180-82.
	<i>Tetramerorhinus</i>	MACN-A 8970-71.
Macraucheniidae	<i>Theosodon</i>	MACN-A 2487-90, 9269-88.
ASTRAPOTHERIA		
Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium</i>	AMNH 9278; YPM-PU 15332.

Tabla III.9. Listado de especímenes de mamíferos vivientes utilizados como muestra testigo y marco de referencia.

Especie	Catalogo	Dieta	Observaciones
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	MLP 564	Carnívoro	presas pequeñas
<i>Puma concolor</i>	MLP 1311	Carnívoro	presas grandes
<i>Camelus dromedarius</i>	MLP 1622	Herbívoro	Intermedio
<i>Equus caballus</i>	MLP 1547	Herbívoro	Pastador
<i>Hippocamelus bisulcus</i>	MLP 1364	Herbívoro	Ramoneador
<i>Lama guanicoe</i>	MLP 1367	Herbívoro	Intermedio
<i>Tapirus terrestris</i>	MLP 1681	Herbívoro	Ramoneador
<i>Sus scrofa</i>	MLP 20.III.02.5	Omnívoro	generalista

III.7. AREA OCLUSAL DENTARIA

La relación entre el área oclusal dentaria de los dientes yugales con rasgos ecológicos relacionados a la alimentación ha sido señalada por Stephen J. Gould (1966; pág. 591) “*since size increase squares the tooth grinding surface, but cubes the amount of food required, ... large mammals compensate enlarged bulk by differentially expanding the grinding surface (molarization of premolars) or increasing the crown height (hypsodonty)*” (con el aumento del tamaño la superficie de los dientes masticatorios crecen al cuadrado, pero la cantidad de alimento requerida crece al cubo, ... los mamíferos más grandes compensan la toma de grandes bocados expandiendo diferencialmente su superficie masticatoria (molarización de los premolares) o incrementando la altura de la corona (hipsodoncia)”. Pérez-Barbería y Gordon (1998) concluyeron que el área de los dientes poscaninos está relacionada con la cantidad de abrasivos y la resistencia mecánica a la ruptura y disgregación del alimento ingerido, siendo mayor en los pastadores ya que deben triturar alimentos más duros y ásperos (Fortelius 1985; Janis 1988; Solounias *et al.* 1994).

La mayoría de las aproximaciones a la cuantificación de la superficie oclusal dentaria se obtienen multiplicando el largo máximo mesio-distal por el máximo buco-lingual de cada diente (aproximándolo a un cuadrado) y sumando las áreas individuales (véase Copes y Schwartz 2010, y sus respectivas citas). Sin embargo, Vizcaíno *et al.* (2006b) señalan que el rasgo a considerarse es el área efectiva disponible para triturar el alimento, es decir, el área de la superficie oclusal (OSA) que resulta sobrestimada en aquellos herbívoros cuya morfología de la corona dentaria no se aproxima a un rectángulo, como por ejemplo en los dientes ovoides de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada), los gliptodontes y pampaterios (Xenarthra, Cingulata), ungulados selenodontes, lofoselenodontes, etc. Debido que la morfología de la corona dentaria de los ungulados santacrucenses no se aproxima a rectángulos, como por ejemplo los molares subtriangulares de los toxodóntidos, la metodología propuesta por Vizcaíno *et al.* (2006b) es la más apropiada para aplicar en esta fauna. Estos autores sugieren que la relación entre el OSA y la masa corporal, y las desviaciones que de ella derivan, son de utilidad para realizar inferencias sobre el metabolismo y las capacidades digestivas de los mamíferos herbívoros. Estas han sido satisfactoriamente aplicadas al estudio de formas fósiles, como por ejemplo los perezosos terrestres pleistocenos (Bargo y Vizcaíno 2008) o los gliptodontes, incluyendo formas santacrucenses contemporáneas de los ungulados aquí estudiados, hasta pleistocenos (Vizcaíno *et al.* en prensa-b).

Para el propósito de esta sección se utilizaron 125 especímenes actuales como marco de referencia tomados de la base de datos de Vizcaíno *et al.* (2006b). La base de datos incluye 47 especies de herbívoros de un amplio rango de tamaño de los órdenes Rodentia, Hyracoidea, Tubulidentata, Proboscidea, Artiodactyla y Perissodactyla. Para los ungulados santacruceses la muestra quedó constituida por 38 especímenes con el fin de obtener al menos tres ejemplares medidos por cada uno de los 14 géneros estudiados.

El área de la superficie oclusal dentaria (OSA) fue calculada siguiendo el procedimiento descrito en Vizcaíno *et al.* (2006b) como la suma del área total de los dientes masticatorios poscaninos, teniendo en cuenta para su cálculo los pliegues del contorno del diente y las fosetas. Este procedimiento considera OSA como la proyección bidimensional de una estructura tridimensional, utilizando fotografías digitales en vista palatal de escala conocida de la superficie oclusal de los dientes yugales superiores (Figura III.11).

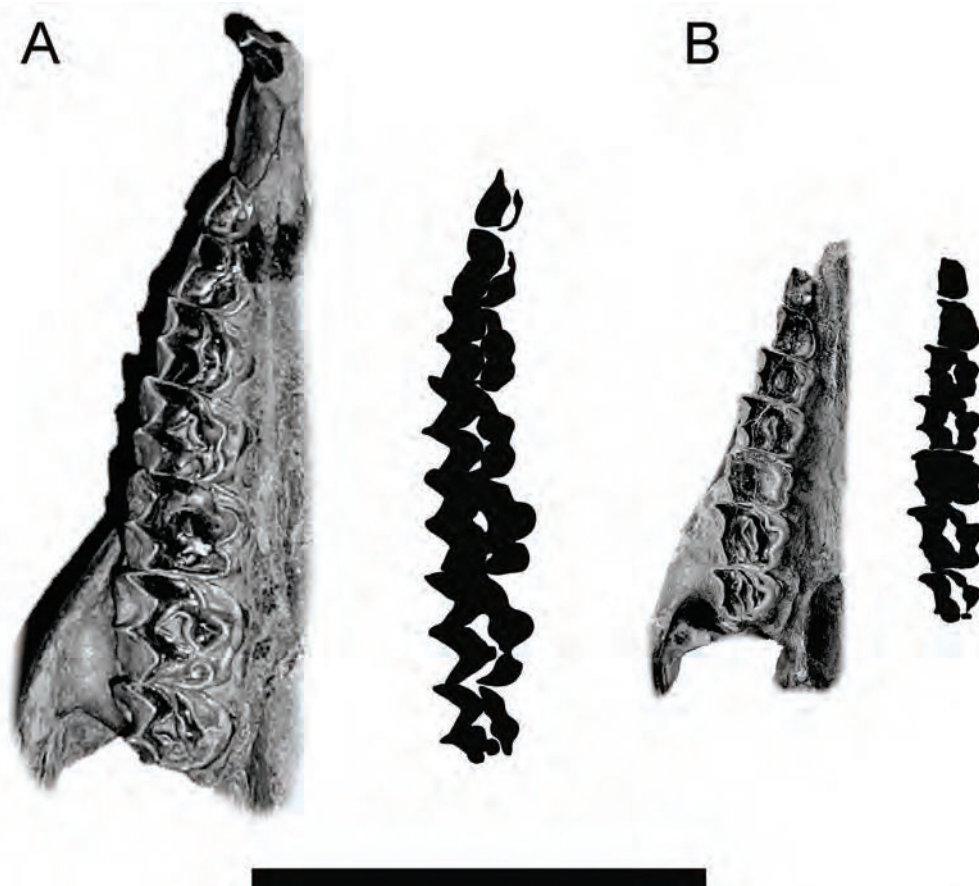


Figura III.11. Ejemplos de las áreas de las superficies oclusales (OSA) dentarias superiores en **A.** MACN A-9137 *Diadiaphorus majusculus* y **B.** YPM-PU 15724 *Thoatherium minusculum*. Escala 100 mm.

Utilizando el programa ImageJ (*United States National Institutes of Health, public domain*) las fotografías digitales fueron primero escaladas, luego se digitalizaron los contornos de los dientes incluyendo las fosetas, se convirtieron a escalas de grises de 8-bits, se rellenaron los contornos, se estableció el valor umbral para que solo el área oclusal quedara seleccionada y por último se calculó el área mediante la herramienta “measure” limitada al valor umbral.

Las relaciones alométricas entre OSA y la masa corporal (BM) fue evaluada siguiendo los lineamientos generales de Vizcaíno *et al.* (2006b). Ambas variables fueron transformadas a logaritmos decimales para convertir la relación de potencia ($Y=aBM^b$) a una ecuación lineal del tipo ($\text{Log}Y=\log a + b \log BM$) y reducir la heterocedasticidad (*i.e.*, la dispersión asociadas con los valores altos) de los datos (Peters 1983). Las líneas de regresión fueron calculadas mediante el método de Standardized Major Axis (SMA) utilizando el paquete estadístico R con el paquete smart (Warton y Weber 2002; véase detalles en la sección alometría ontogenética). Adicionalmente se obtuvieron nuevas ecuaciones para los taxones actuales mediante este método, y consecuentemente se realizó un análisis no paramétrico de los residuos de las regresiones, con el fin de detectar diferencias significativas en la distribución de los mismos mediante la prueba no paramétrica de la U de Mann-Whitney.

IV. DESCRIPCIONES: MORFOLOGÍA CRÁNEO-MANDIBULAR DE LOS UNGULADOS SANTACRUCENSES

IV.1. NOTOUNGULATA

TOXODONTIA, *TOXODONTIDAE*

Los Toxodontidae de la Formación Santa Cruz están representados por dos géneros, *Adinotherium* y *Nesodon*, miembros de la subfamilia Nesodontinae, la más generalizada dentro de los Toxodontidae (Bond y García 2002). El mismo Scott (1912) señalaba que, dejando de lado las diferencias de tamaño, la morfología general es tan conservativa que resulta difícil encontrar diferencias tangibles entre ambos géneros.

IV.1.1. *Adinotherium* (Lamina IV.1)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es subtriangular, presentando su ancho máximo sobre el *arcus zygomaticus* a la altura del *tuberculum articulare*. Presenta dos constricciones, la más rostral sobre la *maxilla*, no tan marcada al nivel de la *sutura maxilloincisiva*, la segunda muy evidente por detrás de la *orbita* (constricción pos-orbitaria) a partir de la cual se desarrolla caudalmente, sobre el *os parietale*, la *crista sagittalis externa* muy pronunciada delimitada por los bordes bien definidos de la *linea temporalis*. Estas divergen sobre el *os occipitale* formando una *crista nuchae* bien definida que desciende levemente continuándose con la *crista supramastoidea* en el *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El *arcus zygomaticus* desciende fuertemente de modo que el borde dorsal del *processus zygomaticus* forma con el plano oclusal un ángulo agudo de aproximadamente 45° para contactarse dorsalmente con el *os zygomaticum* que como no posee un *processus frontalis*, la *fossa temporalis* se comunica con la *orbita*. De modo que en vista dorsal en su región temporal las *linae temporalium*, las *cristae* (*sagittalis externa*, *nuchae* y *supramastoidea*) forman dos grandes óvalos que delimitarían la musculatura temporal.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es alto, el borde dorsal formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* mientras que el borde ventral está formado principalmente por el *os zygomaticum* el cual se ensancha progresivamente extendiéndose por debajo del *margo infraorbitalis* ocupando proporcionalmente el mismo alto que el *processus zygomaticus* de modo que a la altura la *sutura temporozygomatica* (en forma de L invertida)

justo por detrás de la *orbita*, el *arcus zygomaticus* posee su altura máxima que es aproximadamente dos veces el alto del *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*. La *crista facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum* formando la porción rostral de la *fossa infratemporalis* en cuyo punto más rostral sobre la *sutura zygomaticomaxilaris* se ensancha ocupando parte de la *maxilla* proveyendo un robusto sitio de origen para el masetero superficial.

La *orbita* posee una forma ovoide cuya dimensión en altura es mayor a la del largo rostrocaudal. El plano formado por los *margines infraorbitalium* de cada *orbita* convergen dorsalmente con la *orbita* del otro lado formando un ángulo en el plano transversal entre ambos *margines orbitalis* rostrales (en vista frontal) de aproximadamente 80°, mientras que en vista dorsal los *margines infra*, y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 60°. En vista dorsal sobre el borde caudal del *os frontale* se observan las *lineas temporales*, inmediatamente rostral a la *sutura coronalis*, que convergen caudalmente inmediatamente en la constricción postorbitaria dando inicio a la *crista sagitalis externa*. Las *linea temporalis* se desdibuja rostralmente justo por encima de la *orbita* donde se forma una depresión sobre la superficie del *os frontale* dando lugar a una *fossa frontalis* delimitada virtualmente en su margen caudal por los *sulcus supraorbitalis* que se presentan en números de dos o más y rostralmente por los *os nasales*, que en vista lateral se inflan dorsalmente. Por encima de la *orbita* sobre la *fossa frontalis* el *os frontale* puede presentar una rugosidad del *tuber frontale*. Cuando estas características suelen estar más diferenciadas se ha propuesto que corresponderían a un supuesto dimorfismo sexual.

El hocico es de forma triangular, lo que se hace más evidente en vista palatal. Existe una constricción del *palatum osseum* y la *maxilla* a la altura del primer premolar, de modo que el hocico es más ancho que en este punto y los *alveoli dentalis* de los dos primeros incisivos se disponen en línea con su diámetro mayor perpendicular al plano sagital. A partir del segundo premolar, el *palatum osseum* se ensancha caudalmente de modo que los *alveoli dentalis* de los dientes poscaninos se disponen en línea recta con un ángulo divergente con respecto al plano sagital de aproximadamente 12,5° (25° entre series dentarias de lados opuestos). A la altura del segundo molar comienza a hacerse evidente el *torus palatinus* sobre el *os palatinum*. La *sutura palatina transversa* es apenas evidente en el adulto. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en un borde recto del *margo liber* perpendicular al plano sagital, de modo que no se forma la *fossa pterigopalatina*. Sin embargo, la *lamina horizontalis* se ensancha en el plano sagital dejando una abertura muy pequeña de las coanas internas de aproximadamente 1/4 de la distancia entre los bordes

linguales de los *alveoli dentalis* del tercer molar. La *facies facialis* del *corpus maxillae* es cóncava, de modo que el hocico comienza a angostarse por delante de la *orbita* y se hace más angosta a la altura del primer diente poscanino.

La región occipital es muy ancha, de forma oval vista caudalmente, con el diámetro más largo transversal al plano sagital. El *foramen magnum* es amplio y los *condylus occipitalis* prominentes. El *processus paracondylaris* son extremadamente largos, de aproximadamente la misma longitud que la altura occipital desde la base del *foramen magnum* hasta el punto más alto de la *squama occipitalis*.

Mandíbula

La *mandibula* es bastante robusta, con la dentición completa y el *corpus mandibulae* formando casi un ángulo recto con el *ramus mandibulae*. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* divergen entre sí con un ángulo de aproximadamente 25° (al igual que la serie dentaria del cráneo). A diferencia de los caninos y poscaninos, cuyos *alveoli dentales* (dientes yugales; *alveoli dentalis* dientes incisivos) son perpendiculares al plano oclusal, los *alveoli dentalis* de los incisivos se disponen siguiendo la misma dirección de la *synostosis intermandibularis* (sínfisis mandibular fusionada). En particular el 3er incisivo inferior está hipertrofiado, de manera que su raíz se extiende profundamente sobre la *pars incisiva* dejando muy poco espacio para las raíces del canino y los primeros dos premolares que están muy reducidos en tamaño (ver radiografías). La *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* forma con el *margo ventralis* de la *pars molaris* un ángulo obtuso de aproximadamente 145° (o su complementario agudo de 35° con el *margo alveolaris* que define el plano oclusal). En vista dorsal la *synostosis intermandibularis* se extiende hasta el pliegue labial del cuarto premolar de modo que sobre la *pars molaris* solo se encuentran, estrictamente hablando, el último premolar y las piezas molares. El *margo ventralis* es semi curvo en vista lateral.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio con una tuberosidad recorriendo toda la extensión del mismo hasta la proyección sobre el *margo ventralis* del borde caudal del *alveoli dentale* del tercer molar, donde se forma una pequeña comisura, esbozo de la *incisura vasorum facialium* presente en los artiodáctilos y perisodáctilos actuales, por la que pasan las venas faciales. El *processus coronoideus* es bajo, se extiende aproximadamente dos centímetros por encima del *processus condylaris*, de borde superior redondeado simétricamente. El *procesus condylaris* posee un *caput mandibulae* alargado en sentido transversal al *angulus mandibulae* y desplazado lateralmente, de modo

que en vista dorsal el *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta el borde más lateral del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* tiene forma de lengüeta alargada con el extremo sagital más estrecho y el borde más lateral ensanchado. El *tuberculum articulare* está orientado con el borde lateral rostralmente dirigido formando un ángulo de aproximadamente 13° con el plano transversal. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal como en la mayoría de los herbívoros actuales; pero a diferencia de éstos, presenta una *fossa mandibularis* muy profunda. El *procesus condylaris* posee un *collum mandibulae* corto y un *caput mandibulae* más ancho medio-lateralmente que rostrocaudal, proyectándose hacia el lado labial, con su eje transversal orientado perpendicularmente (casi en ángulo recto) al plano formado por la hemimandíbula.

Dientes

Poseen dentición completa, con la fórmula general de los mamíferos placentarios: I3/3 C1/1 P4/4 M3/3. En la quijada superior, el I1 se desarrolla de manera que su eje mayor es perpendicular al plano sagital. En vista palatal el borde rostral es más bien plano y la superficie de desgaste, si bien cambia con la edad del animal, en su estado adulto es más ancha en el centro y se angosta en sentido lateral, de manera que el borde ventral posee forma de S estirada. El I2 está hipertrofiado y tiene forma de triángulo, terminando en punta por el desgaste con el i3. El I3, C y P1 están muy reducidos en tamaño, poseen sección circular a semicircular. Mientras que la corona del primero permanece redondeada en forma de paleta en el adulto, sin signos evidentes de desgaste, el P1 muestra cierto grado de desgaste. Los premolares se hacen más complejos del P2 al P4. Son de forma subcuadrangular, con el borde lingual dividido en dos lóbulos. El P2 presenta una única foseta suboval, con el eje mayor dirigido rostrocaudal. En el P3 y P4, esta foseta se alarga en forma de S estirada y aparece una segunda foseta de contorno circular en posición labial a la anterior, la que en estados más avanzados de desgaste desaparece en el P3 y en el P4 se comunica con la foseta lingual formando una figura en horqueta o “V” similar a la de los molares. Los M1-2 son de sección subtriangular y el M3 más parecido a un paralelogramo. Estos poseen un pliegue lingual muy penetrante y bifurcado, que origina una figura en horqueta o “V”, presente en todos los miembros de la subfamilia Nesodontinae (Bond y García 2002). Caudal a este pliegue, en el

adulto con un estado avanzado de desgaste, la segunda crista, el metalofio y el cíngulo distal se fusionan en la cara lingual formando dos fosetas que pueden fusionarse y hasta desaparecer con un alto grado de desgaste como en el ejemplar AMNH 9497.

En los dientes de la quijada inferior los incisivos se insertan siguiendo la línea de la de la *synostosis intermandibularis* (sínfisis mandibular fusionada) de modo que las coronas quedan dispuestas rostralmente. El tamaño aumenta desde el i1 al i3, el que está hipertrofiado y se desgasta contra el I2. En los dos incisivos centrales, el desgaste de la corona forma una superficie plana en forma de triángulo recto para el primero y de triángulo obtuso en el segundo dándoles el aspecto de una cuña alargada lateralmente. En cambio, el i3 posee sección transversal, en forma de mediacaña, con la superficie superior más plana. El canino y primer premolar tienen forma espatulada y están reducidos en tamaño, sus raíces son pequeñas y se ubican por encima del tercer incisivo. La complejidad de la corona aumenta desde el segundo premolar al tercer molar. El trigónido de los molares posee forma de pica con la punta orientada lingualmente y contactando el borde distal lingual del talónido de la pieza anterior y la base forma con su talónido un pliegue labial. Esta morfología se desdibuja en particular en el m1 y m3 por la presencia del pliegue mesial. Con el desgaste, el pliegue entre meta y entocónido se fusiona sobre el borde lingual y se forma la fosetida trigónido-talónido, que puede desaparecer en estadios avanzados de desgaste, particularmente en el primer molar. En el m2 y m3, en estados poco avanzados de desgaste, el pliegue entre ento e hypocónido no llega a comunicarse con la fosétida del entolófido y suele desaparecer en estados avanzados de desgaste, de modo que en el m1 y m2 se conservan dos fosétidas: la fosétida trigónido-talónido y la fosétida del entolófido.

Musculatura masticatoria (Figura IV.1)

M. temporalis

En *Adinotherium* la musculatura temporal está muy bien desarrollada. Esto se evidencia por las fuertes líneas temporales del *os frontale* y las crestas (*sagittal*, *nuchae* y *supramastoidea*) bien desarrolladas, que en vista dorsal describen una gran elipse en la *fossa temporalis* que llega hasta el borde occipital del cráneo. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular posee una superficie dorsal extensa para el origen del *m. temporalis pars zigomática*, el que si bien está presente en todos los mamíferos está mucho más desarrollado en las formas carnívoras o generalizadas que en los herbívoros (Turnbull 1970). Si se considera al *m. temporalis* en conjunto, el área antes mencionada junto a la gran extensión del

os parietale proveen de una extensa área de origen para la toda la masa muscular, tal vez similar a la disponible en los tapíridos a juzgar por su morfología. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está condicionada por un *processus coronoideus* bajo y no muy ancho. Sin embargo, todo el borde rostral del *ramus mandibulae* es rugoso y termina en una depresión cóncava y rugosa justo por detrás del m3 con una apófisis que sugiere una gran extensión para la inserción a lo largo de dicho borde de la *pars profunda* y un anclaje tendinoso robusto sobre esa depresión para la *pars zigomática*.

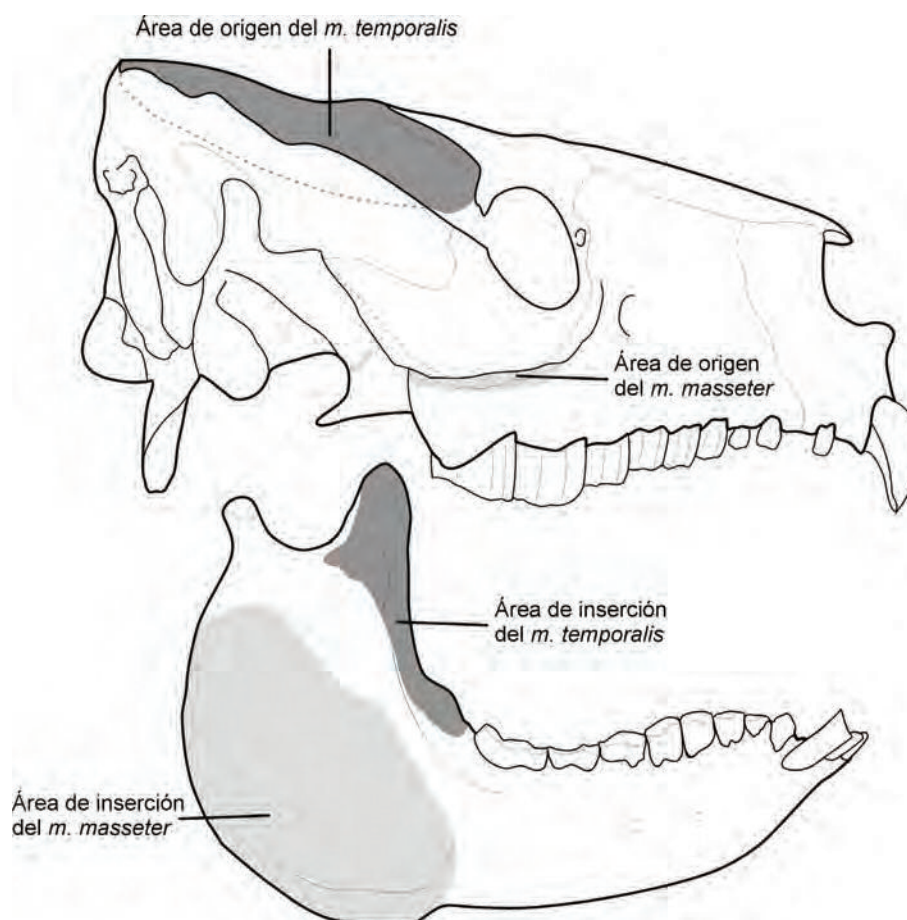


Figura IV.1. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Adinotherium*.

M. masseter

Las áreas de origen del masetero se ubican sobre la *maxilla* y *os zygomaticum*. Sobre la *maxilla*, justo por delante de la *sutura zygomaticusmaxillaris*, se observa una rugosidad y cicatriz ancha que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum*, sobre la cual se originaría el *m. masseter pars superficialis* y *pars profunda*. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo de la rugosidad del borde

caudal y ventral del *angulus mandibulae*. Y para el caso de la *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la superficie lateral del *angulus mandibulae*, ya que la *fossa masetérica* no es muy evidente en este taxón. Esta configuración se correspondería a la de la mayoría de los mamíferos herbívoros. Sin embargo, es posible que a diferencia de estos el *m. zigomatico-mandibularis* esté muy desarrollado debido a la robustez y desarrollo del *processus temporalis* del *os zygomaticum* donde este se origina.

IV.1.2. *Nesodon* (Lámina IV.2)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es sub-rectangular y bastante alargado en sentido mesio-distal, presentando su ancho máximo sobre los arcos cigomáticos a la altura de la *facies articularis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. Presenta una constricción justo por delante de la *sutura coronalis*, desplazada caudalmente detrás de la *orbita* (constricción postorbitaria), a partir de la cual se desarrolla caudalmente sobre el *os parietale* la *crista sagittalis externa*. Esta última es muy pronunciada y se halla delimitada por los bordes bien definidos de la *linea temporalis*, siendo proporcionalmente más corta que en *Adinotherium*. Sobre el *os occipitale* se forma una *crista nuchae* bien definida, que desciende levemente y se continua con la *crista supramastoidea* del *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*. Este desciende fuertemente hasta aproximadamente la mitad de la altura de la *orbita*. El *os zygomaticum* no posee un *processus frontalis*, y la *fossa temporalis* se comunica con la *orbita*. Sus márgenes en vista dorsal forman dos óvalos que se estrechan rostralmente sobre la *orbita*, delimitando la musculatura temporal.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es alto y se orienta en forma rostralmente descendente a unos 45° del plano oclusal. El borde dorsal está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, mientras que el borde ventral lo constituye el *os zygomaticum*, el cual se ensancha progresivamente extendiéndose por debajo del *margo infraorbitalis*. La *crista facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum*, formando la porción rostral de la *fossa infratemporalis*, la cual se ensancha rostralmente sobre la *sutura zigomaticomaxilaris* y parte de la *maxilla* presentando una rugosidad que sugiere formaría parte del origen tendinoso para el *m. masseter pars superficialis*.

La *orbita* posee una forma oval cuya dimensión en altura es mayor a la del largo rostro-caudal. Las orbitae convergen dorsalmente formando un ángulo en vista frontal de

aproximadamente 80°, mientras que en vista dorsal los *margines infra* y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 60°. El *os frontale* en vista dorsal es de forma triangular y está delimitado por las *linea temporalis*, inmediatamente rostral a la *sutura coronalis*. La *linea temporalis* se desdibuja rostralmente justo por encima de la *orbita*, dándole al *os frontale* el aspecto de una superficie plana careciendo de la *fossa frontalis* evidente en *Adinotherium*. Rostralmente el *os frontale* forma con los *os nasales* una *sutura frontonasalis* en forma de “W”. A diferencia de *Adinotherium*, en *Nesodon* el *os frontale* no presenta una rugosidad en el *tuber frontale*, lo cual ha llevado a sugerir la ausencia de un posible cuerno.

El hocico en vista palatal es subtriangular. Los *alveoli dentalis* de los dos primeros incisivos se disponen en línea con su diámetro mayor perpendicular al plano sagital, dándole al hocico en vista palatal una forma cuadrangular, manteniendo el mismo ancho palatal desde el borde labial del segundo incisivo hasta el primer premolar, a partir del cual el *palatum osseum* se ensancha. Los *alveoli dentalis* de los dientes poscaninos se disponen en línea recta con un ángulo divergente respecto al plano sagital de aproximadamente 14° (30° entre series dentarias de lados opuestos). La *sutura palatina transversa* entre el *os palatinum* y la *maxilla* es poco evidente en el adulto. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en un borde recto del *margo liber* sin que se forme la *fossa pterigopalatina*. Sin embargo, esta se ensancha en el plano sagital dejando una abertura muy pequeña para las coanas internas, de aproximadamente 1/4 de la distancia entre los bordes linguales de los *alveoli dentalis* del tercer molar. La *facies facialis* del *corpus maxillae* es cóncava, de modo que El hocico comienza a estrecharse por delante de la *orbita* y se hace más angosta a la altura del último premolar.

La región occipital es de sección oval, con el diámetro transversal al plano sagital apenas más largo que la altura occipital. El *foramen magnum* es amplio y los *condylus occipitalis* prominentes. Los *processus paracondylaris* están rotos en la mayoría de los especímenes, sin embargo, son proporcionalmente cortos, de aproximadamente la misma longitud que los *condylus occipitalis* en vista occipital.

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición completa. El *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo casi recto. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* divergen entre sí con un ángulo de aproximadamente 25°. Los *alveoli dentales* de los caninos y poscaninos se orientan con su eje mayor en el sentido del *corpus mandibulae*, en cambio los *alveoli dentalis*

de los incisivos se orientan siguiendo la misma dirección de la *synostosis intermandibularis* (sínfisis mandibular fusionada). En particular, el 3er incisivo inferior está hipertrofiado, de manera que su raíz se extiende profundamente sobre la *pars incisiva*. Así, las raíces de los caninos y primeros premolares poseen muy poco espacio y están muy reducidas en tamaño (ver radiografías). La *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* forma con el *margo ventralis* de la *pars molaris* un ángulo de aproximadamente 135° (o su complementario de 45° con el *margo alveolaris* que define el plano oclusal), por cuanto se insertan más verticalizados que en *Adinotherium*. En vista dorsal la *synostosis intermandibularis* se extiende hasta el pliegue labial del cuarto premolar. El *margo ventralis* en vista lateral es semicurvo.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio, cuyo borde ventro-caudal presenta una rugosidad sitio de inserción del *m. masseter superficialis*. Entre el *margo ventralis* y el *angulus mandibulae* se forma una pequeña comisura, esbozo de la *incisura vasorum facialium* presente en los artiodáctilos y perisodáctilos actuales por donde pasan las venas faciales. El *processus coronoideus* es bajo y de borde superior simétricamente redondeado. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* alargado en sentido transversal al *angulus mandibulae* y apenas desplazado lateralmente, de modo que en vista dorsal el *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular.

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* es alargado lateralmente y orientado con un ángulo de aproximadamente 10° respecto al plano transversal. Los extremos están ensanchados, en particular el lateral, dándole un aspecto de lengüeta. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal y presenta una *fossa mandibularis* sumamente arqueada. El *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* corto, y un *caput mandibulae* más ancho medio-lateralmente que rostro-caudalmente.

Dientes

Las denticiones de *Nesodon* y *Adinotherium* son muy similares entre sí. Los ejemplares de *Nesodon* poseen dentición completa con la fórmula general de los mamíferos placentarios: I3/3 C1/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior, el I1 es espatulado, en vista palatal el borde rostral está apenas curvado, y la forma de la superficie de desgaste se

asemeja a un triángulo con su base sobre el plano sagital. El I2 está hipertrofiado, es grande y en forma de triedro terminando en punta por el desgaste con el i3. El I2, C y P1 están reducidos en tamaño, los dos primeros son del tipo espatulado y el P1 posee una superficie oclusal más cuadrangular. Los premolares del P2 al P4 se hacen más complejos, siendo de forma subcuadrangular. El P2 presenta una foseta única en forma de “S” elongada con el eje mayor dirigido rostro-caudalmente. En el cuarto premolar esta foseta forma una figura en horqueta o “V” similar a la de los molares. Estos son de sección subtriangular, con el tercero presentando una forma más del tipo de un paralelogramo. Poseen un pliegue lingual muy penetrante y bifurcado, que origina una figura en horqueta o “V”. En el M2 y M3, distalmente a este pliegue, se observan una y dos fosetas respectivamente.

En los dientes de quijada inferior los incisivos se insertan siguiendo la línea de la *synostosis intermandibularis* (sínfisis mandibular fusionada) de modo que las coronas quedan dispuestas rostralmente. Los i1-i2 son subiguales, en cambio el i3 está hipertrofiado y su cara mesial se desgasta contra la cara distal del I2. En los i1-i2, el desgaste de la corona forma una superficie plana en forma de triángulo isósceles para el primero y obtuso para el segundo, en cambio en el i3 posee sección transversal en forma de mediacaña, con la superficie superior más aplanada. El c y p1 tienen forma espatulada y están reducidos en tamaño, sus raíces son pequeñas y se ubican por encima del i3. La complejidad de las coronas aumenta desde el p2 al p4. El trigónido de los molares posee forma de pica con la punta orientada lingualmente y contactando el borde distal lingual del talónido de la pieza anterior. El trigónido se comunica con el talónido formando un pliegue labial y un pliegue trigónido-talónido en la cara lingual. En el m1 y m3, por la sobre la cara lingual del trigónido, se forma el pliegue mesial (más evidente en el primero). Con el desgaste el pliegue entre meta y entocónido se fusiona sobre el borde lingual y se forma la fosetida trigónido-talónido. En el m2 el pliegue entre ento e hipocónido puede desaparecer en estados avanzados de desgaste. En el m1 y m2 se conservan dos fosétidas: la fosétida trigónido-talónido y la fosétida del entolófido.

Musculatura masticatoria (Figura IV.2)

M. temporalis

La musculatura temporal está muy bien desarrollada, lo cual es evidente por las fuertes líneas temporales del *os frontale* y las crestas (*sagittal*, *nuchae* y *supramastoidea*) bien desarrolladas, y una *fossa temporalis* oval amplia que llega hasta el borde occipital del cráneo. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular, posee una superficie dorsal de

aproximadamente la misma extensión del *os parietale*. Sobre el primero se encontraría el origen del *m. temporalis pars zigomática*, presente en todos los mamíferos pero más desarrollado en las formas carnívoras o generalizadas (Turnbull 1970). Si se considera al *m. temporalis* como un todo, como se dijo rostralmente el área antes mencionada provee de una extensa área de origen para toda la masa muscular. El *processus coronoideus* bajo y no muy ancho posee una pequeña área de inserción para el *m. temporalis pars superficialis*. Al igual que en *Adinotherium*, todo el borde rostral del *ramus mandibulae* es rugoso y termina en una depresión cóncava rugosa justo por detrás del m3, lo cual sugiere una inserción a lo largo de dicho borde de la *pars profunda* y un anclaje tendinoso robusto en dicha depresión para la *pars zigomática*.

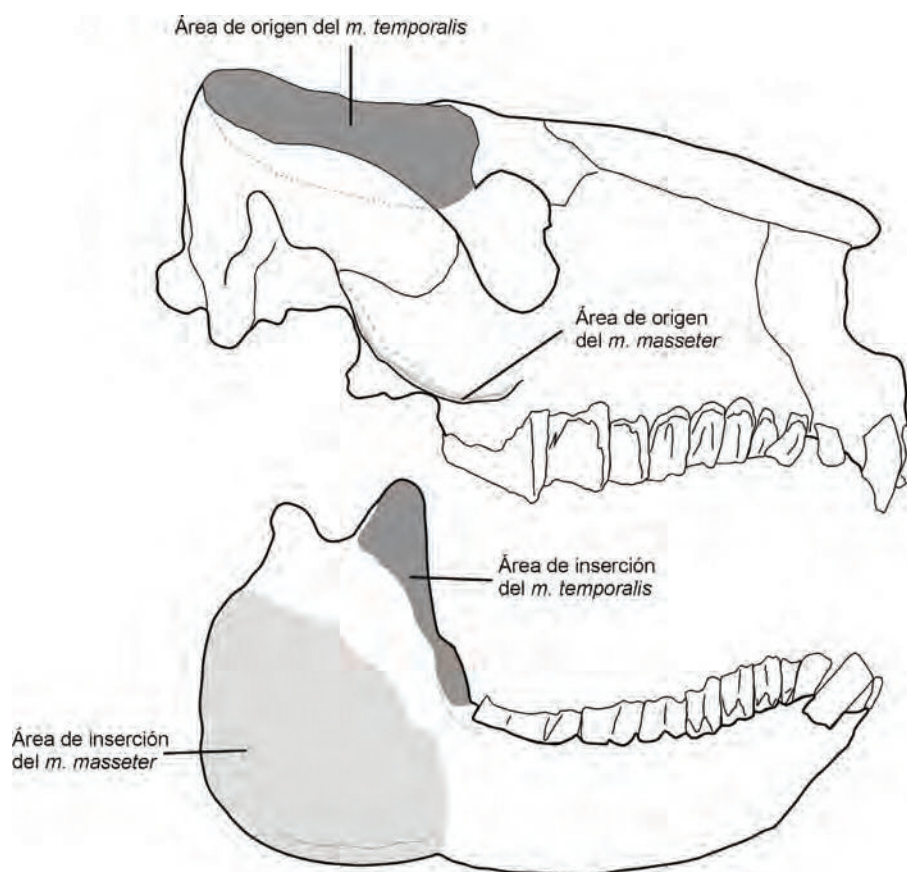


Figura IV.2. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Nesodon*.

M. masseter

El área de origen del *m. masseter* se ubica sobre la *maxilla* justo por delante de la *sutura zygomaticusmaxillaris* y *os zygomaticum*. En el borde rostral de la *crista fascialis* sobre la *maxilla* se observa la rugosidad del *tuber fasciale*, sobre la cual se originaría el *m. masseter pars superficialis*. Sobre la cicatriz ancha que se extiende por el *processus temporalis* del *os*

zygomaticum se originaría la *pars profunda*. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo de la rugosidad del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*, mientras que la *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la superficie lateral del *angulus mandibulae* sobre la *fossa masseterica*, la cual no es muy evidente en este taxón. Esta configuración, muy similar a la de *Adinotherium*, se correspondería a la de la mayoría de los mamíferos herbívoros generalizados. Sin embargo, es posible que a diferencia de estos el *m. zygomatico-mandibularis* esté muy desarrollado, debido a la robustez y desarrollo del *processus temporalis* del *os zygomaticum* donde este se origina.

TYPOTHERIA

Los tipoterios de la Formación Santa Cruz están representados por dos familias, Interatheriidae y Hegetotheriidae, cada una de ellas con dos géneros. Los interatéridos están representados por *Interatherium* y *Protypotherium*, y los hegetotéridos por *Hegetotherium* y *Pachyrhinos*.

INTERATHERIIDAE

IV.1.3. *Interatherium* (Lámina IV. 3)

Cráneo

En el cráneo en vista dorsal sobresale El hocico inmediatamente por delante de las orbitae, a partir de las cuales el contorno del mismo puede aproximarse a una forma subcuadrangular. Su ancho máximo se presenta sobre las orbitae, angostándose caudalmente. Presenta una constricción post-orbitaria a partir de la cual se desarrolla caudalmente sobre el *os parietale* la *crista sagittalis externa*, muy pronunciada y delimitada por los bordes bien definidos de la *linea temporalis*. Estas últimas se continúan sobre el *os occipitale* formando una *crista nuchae* bien definida, que se mantiene a la misma altura en vista lateral. La *crista nuchae* se contacta con la *crista supramastoidea* en el *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El borde dorsal del *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* desciende suavemente hasta la *orbita* formando parte del borde caudal de la misma. La *fossa temporalis* se comunica con la *orbita*, de modo que en vista dorsal, en su región temporal, los márgenes delimitados por la *linea temporalis* y las *cristae* (*sagittalis*, *nuchae* y *supramastoidea*) forman una figura oval aguzada caudalmente, que delimitaría la musculatura temporal.

El *arcus zygomaticus* es en vista lateral casi tan alto como la *orbita*, el borde dorsal formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, mientras que el borde ventral está formado principalmente por la *maxilla*. El *os zygomaticum*, que forma solo la mitad caudal del *margo infraorbitalis*, se extiende caudalmente, ventral al *processus zygomaticus* del *os temporale* y dorsal a la *maxilla*, hasta la *fossa mandibularis*. De modo que las *suturæ temporozygomatica* y *zygomaticomaxilaris* corren paralelamente a lo largo del *arcus zygomaticus*. Por debajo de la *orbita* la *maxilla* posee un proceso descendente que en vista lateral sobrepasa las coronas de los dientes jugales. La *cresta facialis* se extiende desde el borde ventral del *processus zygomaticum* de la *maxilla* hasta la *fossa mandibularis*, delimitando en vista lateral el borde ventral de la *maxilla* sobre el cual se originaría el *m. masseter*.

La *orbita* posee una forma circular y se ubica sobre el P4. Las orbitae convergen dorsalmente formando un ángulo en el plano transversal entre ambos *margines orbitalium* rostrales. En vista frontal dicho ángulo es de aproximadamente 70°, mientras que en vista dorsal los *margines infra*, y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 60°. En vista dorsal ambos *os frontales* forman una superficie plana pentagonal, cuya base la formaría la *sutura frontonasalis*. Las *lineas temporalis* se forman sobre la *sutura coronalis*, la cual se vuelve poco evidente en el adulto, y convergen caudalmente formando la constricción postorbitaria, dando inicio a la *crista sagitalis externa*. En vista lateral el *os frontale* no continúa con la misma dirección que el *os nasale*, si no que se eleva formando un ángulo por encima de la *orbita* sobre la *fossa frontalis*. La *maxilla* posee un *processus frontalis* que se extiende por sobre el frontal, llegando casi hasta el borde del *processus zygomaticus* del *os frontale*. Sin embargo, la *maxilla* no forma parte del *margo supraorbitalis* de la *orbita*.

El hocico posee una forma subtriangular en vista dorsal, debido a la forma del *os nasale* y las *suturæ nasomaxilaris*. En vista palatal el *palatum osseum* y la *maxilla* poseen una forma oval aguzada rostralmente. Los *alveoli dentalis* de los incisivos forman una arcada curva, mientras que los *alveoli dentales* de los dientes poscaninos se disponen en filas semicurvas casi paralelas, de modo que el *palatum osseum* apenas se ensancha caudalmente. El borde rostral de la *sutura palatina transversa* se encuentra a la altura del M1. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro se invagina formando la *fossa pterigopalatina*. El *os palatinum* se extiende y se ensancha postero-ventralmente extendiendo el *palatum osseum* de manera que las aberturas de las coanas internas se encuentran al nivel de la *facies articularis* de la *pars squamosa* del *os temporale*.

La región occipital es muy ancha y de sección oval con el diámetro más largo transversal al plano sagital, debido al gran tamaño de los *sinus epitimpanicus* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El *foramen magnum* es subcircular y los *condylus occipitalis* alargados dorsoventralmente. Los *processus paracondylaris* son extremadamente largos, aproximadamente de la misma longitud que la altura occipital.

Mandíbula

La *mandibula* posee dentición completa, el *corpus mandibulae* es muy alto y forma con el *ramus mandibulae* un ángulo menor a 90°. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* y la serie dentaria poscanina son casi paralelas, formándose una constricción sobre el diastema o *margo interalveolaris* entre el c y el p1, de modo que el hocico es más estrecho sobre la *pars incisiva* del *corpus mandibuale*, con los *alveoli dentalis* de los incisivos dispuestos en forma de “U”. La sínfisis mandibular está fusionada formando una *synostosis intermandibularis* que forma con respecto al *margo alveolaris*, que define el plano oclusal, un ángulo de aproximadamente 52°. En vista dorsal la *synostosis intermandibularis* se extiende hasta el borde mesial del *alveoli dentale* del p1, por cuanto sobre la *pars molaris* solo se encuentran las piezas dentarias poscaninas. El *margo ventralis* de la *pars molaris* desciende desde la *synostosis intermandibularis* postero-ventralmente hasta el borde distal del m3 donde casi duplica su altura.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio, que en vista lateral se proyecta sobre la *pars molaris*. El *processus coronoideus* es muy ancho y alto, y termina en una punta que sobresale del borde caudal, inclinándose rostralmente para formar un ángulo de aproximadamente 65° con respecto al plano oclusal. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* de superficie oval alargada en sentido transversal al *angulus mandibulae* y centrado con respecto a este. La *incisura mandibulae* es muy corta y forma con el borde caudal del *processus coronoideus* un ángulo recto. En vista dorsal el *collum mandibulae* se va ensanchando desde el borde caudal del *processus coronoideus* hasta el borde más lateral del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular.

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* es de forma oval con el extremo lateral cubierto por el *processus zygomaticus* de la *maxilla* y el *os zygomaticum*. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal, la *fossa mandibularis* es levemente cóncava. En la mandíbula, el *processus condylaris* posee un *collum mandibulae*

corto, y un *caput mandibulae* apenas más ancho mediolateralmente que rostro-caudalmente, con su eje transverso centrado con el plano formado por la hemimandíbula.

Dientes

La dentición es completa con la fórmula general de los mamíferos placentarios: I3/3 C1/1 P4/4 M3/3. En la quijada superior, los incisivos son espatulados y se insertan formando una arcada en “U”, siendo el I1 más ancho, ocupando casi todo el ancho del hocico, y los I2-3 mucho más pequeños. El C también está reducido y forma con el I3 y el P1 un pequeño *diastema* o *margo interalveolaris*. El P1 es más pequeño y de superficie oclusal oval. Los premolares se molarizan del P2 al P4, siendo este último muy similar en el patrón de la corona y tamaño al M1. A partir del P2 los poscaninos poseen un surco lingual que se hace más marcado hacia el P4 y M1 y disminuye hacia el M3, formando dos lóbulos linguales de bordes redondeados. Sobre la cara labial del ectolofo se forma un pliegue entre el parastilo y paracono que está más remarcado hacia el P4 y es menos sobre los molares. A partir del P3 se hace más evidente la imbricación entre las piezas sucesivas.

En los dientes de la quijada inferior los incisivos se insertan siguiendo la línea de la *synostosis intermandibularis*. Son de tipo espatulados y de tamaño subigual. Los i1 a i3 poseen un surco lingual que se hace menos marcado con el desgaste en vista oclusal, manteniendo una superficie ovalada con el diámetro mayor linguo-labial para el i1 y mesio-distal para el i2 e i3. El c se orienta siguiendo la línea del i3, formando un pequeño diastema de aproximadamente su mismo diámetro con el p1. El p1 es muy pequeño y en vista oclusal es de sección circular; en cambio el p2 es bilobado al igual que el resto de los premolares y molares (a excepción del m3), pero más pequeño. El p3 es apenas menor que el p4, siendo este último similar al m1 en tamaño y morfología. En los premolares los surcos externo e interno son muy profundos, casi contactándose en el centro, dándole a la corona en vista oclusal un aspecto casi simétrico sobre el eje mesial-distal. En el p2 el trigónido es mayor al talónido, sin embargo estos se vuelven subiguales hacia el p4. En cambio en los molares el surco externo es más pronunciado que el interno y el trigónido posee menor superficie oclusal que el talónido. El m3 es trilobado, patrón que resulta de la elongación del talónido.

Musculatura masticatoria (Figura IV.3)

M. temporalis

El *m. temporalis* está muy bien desarrollado. Esto se evidencia por las fuertes *lineas temporalis* del *os frontale* y las crestas (*sagittal*, *nuchae* y *supramastoidea*) bien desarrolladas

que en vista dorsal describen una elipse aguada distalmente, delimitando la *fossa temporalis*, la cual alcanza el borde occipital del cráneo. Sobre las crestas antes mencionadas se originaría la *aponeurosis* y fibras más profundas del *m. temporalis pars superficialis*. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular posee una superficie dorsal estrecha y alargada mesio-distalmente, la cual provee de un área pequeña de origen para el *m. temporalis pars zigomática*, lo cual sugiere que (al igual que en la mayoría de los mamíferos herbívoros) este músculo estaría pobremente desarrollado. En cambio, la *facies temporalis* de la *pars squamosa* del *os temporale* y la superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* es mucho más extensa. Si se considera al *m. temporalis* como un todo las superficies antes mencionadas proveen de una extensa área de origen para toda la masa muscular. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está ligada a la gran extensión del *processus coronoideus* alto y ancho, adicionalmente el borde rostral del *ramus mandibulae* es rugoso permitiendo la inserción de la *pars profunda*. Por detrás del m3 se observa una pequeña rugosidad que sugiere el anclaje tendinoso de una masa muscular pequeña de la *pars zigomática*.

M. masseter

Las áreas de origen del masetero se ubican sobre la *maxilla*. El fuerte proceso descendente de la *maxilla* posee una gran superficie rugosa y cicatrices sobre la cara ventral para el origen de un *m. masseter pars superficialis* muy poderoso. Sobre la *crista facialis* se observa una cicatriz ancha que se extiende por el *processus zygomaticus* de la *maxilla*, el cual forma junto al *os zygomaticum* el *arcus zygomaticum*, sobre la cual se originaría la *pars profunda*. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae* y tal vez extendiéndose sobre la depresión ventral de la *pars molaris* del *corpus mandibulae*, por debajo del m2 y m3. Finalmente, para el caso de la *pars profunda*, ésta probablemente se insertaría sobre la superficie lateral del *angulus mandibulae*, donde se hace evidente una prominente *fossa masseterica*.

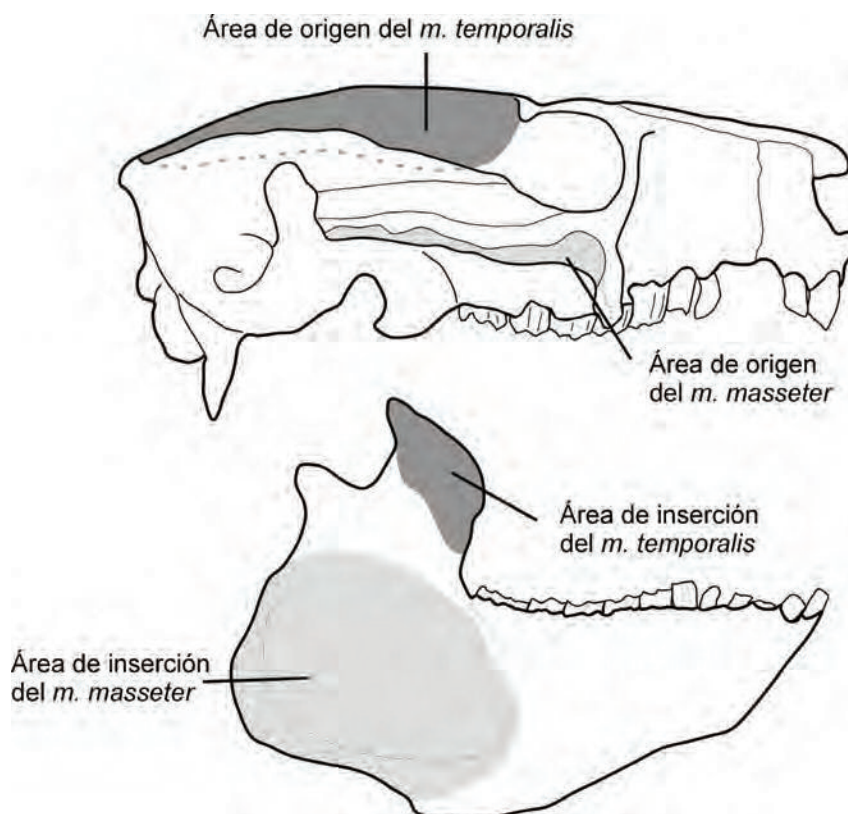


Figura IV.3. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Interatherium*.

IV.1.4. *Protypotherium* (Lámina IV.4)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo presenta un contorno subtriangular, alargado en sentido mesiodistal, presentando su ancho máximo sobre los arcos cigomáticos a la altura de las *facies articulares* de la *pars squamosa* del *os temporale*. Por detrás, el cráneo se angosta distalmente. Presenta una constricción postorbitaria a partir de la cual se desarrolla caudalmente sobre el *os parietale* una *crista sagittalis externa* muy pronunciada, delimitada por los bordes bien definidos de ambas *linea temporalis*. Estas se continúan sobre el *os occipitale* formando una *crista nuchae* bien definida y corta que se mantiene recta. Ésta se contacta con la *crista supramastoidea* en el *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El borde dorsal del *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* desciende abruptamente hasta el *margo infraorbitalis* de la *orbita*, formando parte del borde caudal de la misma. La *fossa temporalis* se comunica con la *orbita*, de modo que en vista dorsal en su región temporal los márgenes delimitados por la *linea temporalis*, las *cristae* (*sagittalis*,

nuchae y *supramastoidea*) forman una figura oval aguzada caudalmente, que delimitaría la musculatura temporal.

En vista lateral, el *arcus zygomaticus* es casi tan alto como la *orbita* en la región caudal. El borde dorsal está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, mientras que el borde ventral está constituido principalmente por la *maxilla*. Estos dos huesos encierran dorsal y ventralmente al *os zygomaticum*, que forma solo la mitad caudal del *margo infraorbitalis* de la *orbita*, y se extiende caudalmente hasta la *fossa mandibularis*. Entonces, ambas *suturæ temporozygomatica* y *zygomaticomaxilaris* corren paralelamente a lo largo del *arcus zygomaticus*. Por debajo de la *orbita* y continuándose con el borde mesial de la misma la *maxilla* posee un proceso descendente apenas evidente, a partir del cual se extiende distalmente la *cresta facialis* hasta la *fossa mandibularis* delimitando en vista lateral el borde ventral de la *maxilla* sobre el cual se originaría el *m. masseter*.

La *orbita* posee forma circular y su borde mesial se ubica sobre el borde distal del P4. Las orbitae convergen dorsalmente formando un ángulo en el plano transversal entre ambos *marginés orbitalium* mesiales de aproximadamente 70° en vista frontal, mientras que en vista dorsal los *marginés infra* y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 35°. En vista dorsal ambos *os frontales* forman una superficie plana subhexagonal estrechándose rostralmente. La *sutura frontonasalis* posee forma de “W” achatada. Las *lineas temporalis* se forman sobre la *sutura coronalis*, la cual es poco evidente en el adulto, y convergen caudalmente formando la constricción postorbitaria, dando inicio a la *cresta sagitalis externa* a la altura del borde mesial de la *facies articularis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. En vista lateral el *os frontale* continúa con la misma dirección que el *os nasale* hasta el comienzo de la *cresta sagitalis externa*, la cual desciende hacia la región occipital. La *maxilla* posee un *processus frontalis* que se extiende por sobre el frontal llegando casi hasta la mitad del *margo supraorbitalis* de la *orbita*, pero sin formar parte de los bordes de la misma.

El hocico es de contorno subtriangular en vista dorsal, como se aprecia por la forma del *os nasale* y las *suturæ nasomaxilarium*. En vista palatal el *palatum osseum* y la *maxilla* poseen una forma subtriangular. Los *alveoli dentalis* de los incisivos forman una arcada curva en forma de “U” abierta. Los *alveoli dentales* del C hasta el P4 de un lado y del otro forman entre sí un ángulo de aproximadamente 30°, mientras que los *alveoli dentales* de los molares se disponen casi paralelamente, por lo que el *palatum osseum* alcanza su ancho máximo sobre el borde distal del P4, justo por delante de las orbitae. El borde rostral de la *sutura palatina transversa* se encuentra a la altura del borde mesial del M1. La *lamina horizontalis*, que

forma la porción caudal del paladar duro, se invagina formando la *fossa pterigopalatina*. El *os palatinum* se extiende y se ensancha posteroventralmente extendiendo el *palatum osseum* de modo que las aberturas de las coanas internas se encuentran al nivel de la *facies articularis* de la *pars squamosa* del *os temporale*, de modo muy similar a lo que ocurre en *Interatherium*.

La región occipital es ancha y alta, y los *sinus epitimpanicus* de la *pars squamosa* del *os temporale* están dilatados, pero no tanto como en *Interatherium*, ya que dejan ver el borde distal del *arcus zygomaticum* formado por la *maxilla* y el *os zygomaticum*. El *foramen magnum* es subpentagonal en vista occipital, con los *condylus occipitalis* alargados dorsoventralmente. Los *processus paracondylaris* son largos, aproximadamente de la misma longitud que la altura occipital.

Mandíbula

La *mandibula* posee dentición completa. El *corpus mandibulae* aumenta de altura en sentido distal y el *margo alveolaris*, que define el plano oclusal, forma con el *ramus mandibulae* un ángulo menor a 90°. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* forman entre sí un ángulo de aproximadamente 25°, sin embargo los *alveoli dentales* del m1 a m3 de ambas hemimandíbulas se disponen casi paralelos, por lo que el borde distal del m3 se encuentra sobre el borde lingual, y el borde mesial del m1 sobre el borde labial de la *pars molaris* del *corpus mandibulae*. Los *alveoli dentalis* de los incisivos están dispuestos en forma de “U”. La sínfisis mandibular está fusionada formando una *synostosis intermandibularis* que forma con respecto al *margo alveolaris* un ángulo de aproximadamente 42°. En vista dorsal la *synostosis intermandibularis* se extiende hasta el borde rostral del *alveoli dentale* del p3, por cuanto sobre la *pars molaris* solo se encuentran las piezas dentarias p3 a m3. El *margo ventralis* de la *pars molaris* es bastante recto, la altura del *corpus mandibulae* por debajo del p3 (borde distal de la *synostosis intermandibularis*) es de 2/3 del alto de la *pars molaris* por debajo del m3.

El *ramus mandibulae* es casi tan ancho como alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio que en vista lateral se proyecta sobre la *pars molaris* casi hasta el borde mesial del m3. El *processus coronoideus* es más ancho que alto y termina en una punta que sobresale del borde caudal, y se encuentra inclinado rostralmente formando un ángulo de aproximadamente 73° con respecto al plano oclusal. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* de superficie oval es apenas más larga en sentido transversal al *angulus mandibulae* y se dispone centrado con respecto a éste. La *incisura mandibulae* es muy corta y apenas cóncava. En vista dorsal el *collum mandibulae* se va ensanchando desde el borde caudal del *processus coronoideus* hasta el borde más lateral del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular

La articulación cráneo mandibular de *Protypotherium* es muy similar a la de *Interatherium*. El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* es de forma oval, más alargado en sentido transversal al plano sagital; el *processus zygomaticus* de la *maxilla* y el *os zygomaticum* formando un tope en el extremo lateral. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal, casi al nivel del *margo infraorbitalis*, y la *fossa mandibularis* es levemente cóncava distalmente. En la mandíbula, el *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* muy corto, y un *caput mandibulae* apenas más ancho medio-lateralmente que rostro-caudalmente, con su eje transversal centrado con el plano formado por la hemimandíbula.

Dientes

Poseen dentición completa con la fórmula general de los mamíferos placentarios: I3/3 C1/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior todos los dientes están implantados en una serie cerrada, sin diastemas. Los incisivos son espatulados, de tamaño subigual y se insertan formando una arcada en “U” abierta, con el I1 apenas más ancho que el diámetro mesio-distal del I2 e I3. Estos últimos están comprimidos en sentido bilateral y poseen en su cara externa un surco no muy marcado. El C es similar en forma y tamaño al I3. El P1 es más pequeño y de superficie oclusal oval con un esbozo de un surco lingual que se hace evidente en el P4, siendo mucho más leve que en los molares. Los premolares se vuelven más complejos pero no llegan a molarizarse. En vista oclusal el P2, P3 y P4 se aproximan a un triángulo recto con la hipotenusa dirigida lingualmente. Los surcos linguales se ubican sobre aproximadamente la mitad de la cara lingual. En la cara labial, poseen pliegues del parastilo. El paracono es más evidente en el P4. El tamaño de los molares disminuye progresivamente hacia el M3, poseyendo un surco lingual muy profundo y marcado (en particular el M1) que forma dos lóbulos linguales de bordes más puntiagudos para el lóbulo anterior, en particular en el M2, y más redondeados para los lóbulos distales. Sobre la cara labial del ectoalveolo se forma un pliegue entre el parastilo y paracono, más marcado en el M1 y M2. A partir del P2 se hace más evidente la imbricación entre las piezas sucesivas, aunque se hace algo menos manifiesta entre M2 y M3.

En los dientes de la quijada inferior los incisivos se insertan siguiendo la línea de la *synostosis intermandibularis*. Los i1 e i2 son de sección cilíndrica y diámetro similar, siendo el i3 y c muy comprimidos en sentido bilateral con el diámetro mesio-distal de aproximadamente el doble de los i1 e i2. El p1 es muy similar al i3 y el c pero un poco más

angosto en su diámetro mesio-distal. En vista oclusal el i2, i3 c y p1 poseen una sección similar a una media caña. El tamaño y complejidad de los premolares aumenta desde el p2 al p4, pero no llegan a adquirir la morfología de los molares. En el p2 los surcos internos y externos son apenas evidentes pero permiten diferenciar el trigónido del talónido. En el p3 y p4 ambos surcos son más profundos, pero el talónido siempre posee menor superficie que el trigónido. En el p4 y los molares el surco externo es más profundo que el interno. En el m1 el talónido ocupa más superficie oclusal que el trigónido y la diferencia se hace mayor en el m3, cuyo talónido se alarga y le da a dicha pieza un aspecto trilobado, a diferencia de las piezas del p3 al m1, que son bilobados.

Musculatura masticatoria (Figura IV.4)

M. temporalis

Las fuertes *lineas temporalis* del *os frontale* y las crestas (*sagittal*, *nuchae* y *supramastoidea*) bien desarrolladas que en vista dorsal describen una elipse aguada distalmente y delimitan la *fossa temporalis*, que llega hasta el borde occipital del cráneo, sugieren un *m. temporalis* bien desarrollado. La *pars superficialis* tendría origen sobre las crestas antes mencionadas. El *m. temporalis pars zigomatica* parece formar una proporción muy baja de la masa muscular temporal, ya que la superficie de origen estaría formada por la *facies temporalis*, y la superficie dorsal de la *facies articularis* de la *pars squamosa* del *os temporale* es estrecha y alargada en sentido mesio-distal. En cambio la superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* es mucho más extensa. Si se considera al *m. temporalis* como una unidad las superficies antes mencionadas proporcionan una extensiva área de origen para toda esta masa muscular. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está vinculada a la gran extensión del *processus coronoideus* alto y ancho; adicionalmente el borde rostral del *ramus mandibulae* es rugoso permitiendo la inserción de la *pars profunda*. Por detrás del m3 se observa una concavidad pequeña rugosa que permite sugerir el anclaje tendinoso de una masa muscular pequeña de la *pars zigomática*.

M. masseter

Las áreas de origen del *m. masseter* se ubican sobre la *maxilla*. La cicatriz oval, de ubicación mesial sobre la cara ventral permite proponer un área para el origen de un *m. masseter pars superficialis* muy poderoso. Sobre la *crista facialis* se observa una cicatriz ancha que se extiende por el *processus zygomaticus* de la *maxilla*, el que forma junto al *os*

zygomaticum el *arcus zygomaticum*, sobre el cual se originaría la *pars profunda*. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae* y tal vez extendiéndose sobre la depresión ventral de la *pars molaris* del *corpus mandibulae*, por debajo del m3. Y para el caso de la *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la superficie lateral del *angulus mandibulae*, donde se hace evidente una prominente *fossa masseterica*.

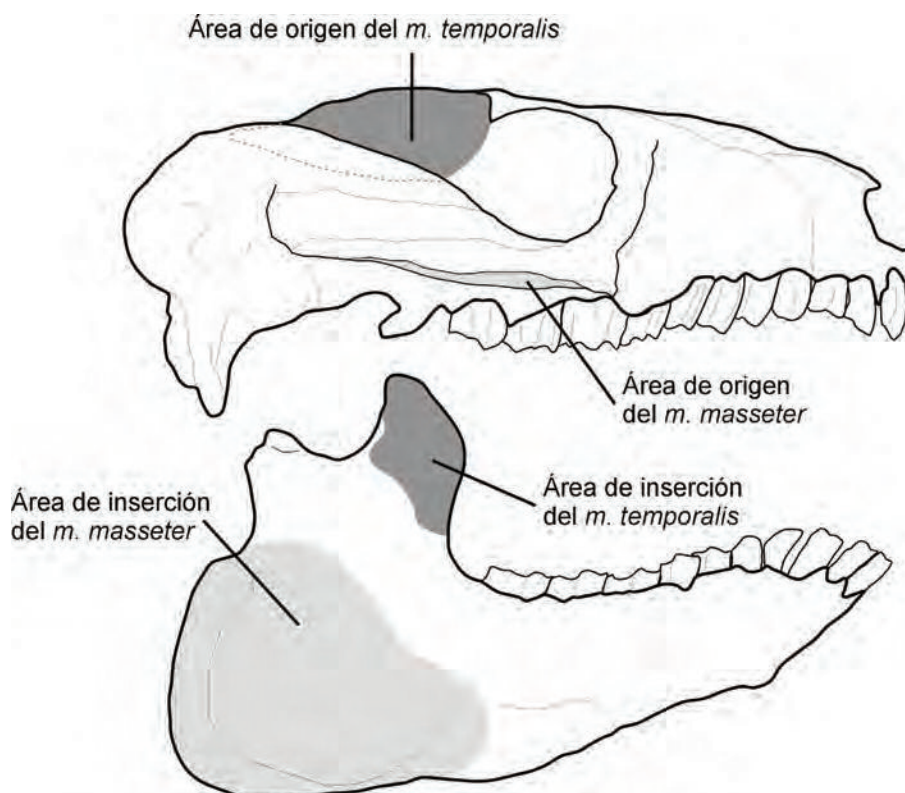


Figura IV.4. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Protypotherium*.

HEGETOTHERIIDAE

IV.1.5. Hegetotherium (Lámina IV.5)

Cráneo

En vista dorsal, el cráneo es alargado en sentido rostro-caudal, presentando su ancho máximo sobre los arcos cigomáticos a la altura de las *facies articulares* de la *pars squamosa* del *os temporale*; por detrás el cráneo se angosta distalmente con la *protuberantia occipitalis externa* invaginada mesialmente. La *crista sagittalis externa* es muy corta pero pronunciada, estando delimitada por los bordes bien definidos de ambas *linea temporalis* que se juntan en el tercio distal del *os parietale*. Estas se continúan sobre el *os occipitale*, cuya *sutura*

lamboidea se encuentra casi sobre la *crista nuchae* que se desplaza en dirección buco-distal. La misma se contacta con la *crista supramastoidea* en el *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*, curva en vista dorsal. El borde dorsal del *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* se mantiene alto y llega casi hasta el *margo supraorbitalis* de la *orbita* formando casi la totalidad del borde caudal de la misma. La *fossa temporalis* se comunica con la *orbita* por una abertura pequeña entre el *processus zygomaticus* del *os frontale*. En vista dorsal en su región temporal los márgenes delimitados por la *linea temporalis* y las *cristae* (*sagittalis*, *nuchae* y *supramastoidea*) forman una figura subrectangular con el lado más largo orientado oblicuamente en dirección mesio-distal, delimitando el espacio de acomodación de la musculatura temporal.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es casi tan alto como la *orbita* en toda su extensión, con el borde dorsal formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* mientras que el borde ventral está constituido por el *processus temporalis* del *os zygomaticum*. Las *sutura temporozygomatica* forman una línea recta paralela al borde dorsal del *arcus zygomaticus*. El *os zygomaticum* se prolonga por debajo de la *orbita* formando el *margo infraorbitalis*, continuándose por delante de la *orbita*. La *crista facialis* del *os zygomaticum* delimita el borde ventral del *arcus zygomaticus* por debajo de la *orbita* hasta la *fossa mandibularis* sobre el cual se originaría el *m. masseter*.

La *orbita* posee una forma subcuadrangular y su borde mesial se ubica sobre el borde mesial del M2. Por delante del borde mesial, el *os lacrimale* posee un *processus lacrimalis rostralis* muy extenso que se continua ventralmente por el *os zygomaticum* y rostralmente por la *maxilla*, cuyo borde mesial se ubica sobre el borde distal del P4. Las orbitae convergen dorsalmente formando un ángulo en vista frontal de aproximadamente 60°, mientras que en vista dorsal los *margines infra*, y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 25°. En vista dorsal ambos *os frontales* forman una superficie plana subpentagonal, con la *sutura frontonasalis* formando la base sobre la cual pequeños procesos del frontal se introducen formando cuñas entre las *suturæ internasalis* y *nasomaxillaris*. Las *lineas temporalis* se forman sobre la *sutura coronalis*, la cual no sufre fusión y es visible en el adulto, y convergen caudalmente sobre el tercio distal de los *os parietales* dando inicio a la *crista sagittalis externa*. En vista lateral el *os frontale* continúa con la misma dirección que el *os nasale* hasta la *sutura coronalis*, a partir de la cual el borde superior de la *calvaria* comienza a descender hacia la región occipital. La *maxilla* posee un *processus frontalis* que se extiende por sobre el frontal llegando casi hasta la mitad del *processus lacrimalis rostralis*.

El hocico es de contorno subrectangular en vista dorsal, tal como se evidencia por la forma del *os nasale* y las *suturæ nasomaxillarium*. En vista palatal el *palatum osseum* y la *maxilla* exhiben una forma subrectangular. Los *alveoli dentales* de los I1 forman una arcada curva achatada que ocupan todo el ancho del hocico, mientras que los *alveoli dentales* del I2, I3 y C son circulares y muy pequeños. Los *alveoli dentales* del P3 hasta el M3 se disponen casi paralelamente por tanto el *palatum osseum* alcanza su ancho máximo similar al ancho del hocico sobre el borde distal del P3. El borde rostral de la *sutura palatina transversa* se encuentra a la altura del borde mesial del M2. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro se invagina formando la *fossa pterigopalatina*. El *os palatinum* se ensancha distalmente extendiendo el *palatum osseum* de modo que la abertura de las coanas internas se encuentra justo por detrás de la *orbita*.

En la región occipital la *squama occipitalis* del *os occipitalis* es más ancha que alta; los *sinus epitympanicus* de la *pars squamosa* del *os temporale* están dilatados dorsalmente, pero aún dejan ver el borde distal del *arcus zygomaticum*. El *foramen magnum* es subpentagonal en vista occipital, con los *condylus occipitalis* bajos. Los *processus paracondylaris* son largos, aproximadamente de longitud similar a la altura occipital.

Mandíbula

La *mandibula* posee dentición completa, el *corpus mandibulae* aumenta de altura en sentido distal y el *margo alveolaris*, que define el plano oclusal, forma con el *ramus mandibulae* un ángulo de aproximadamente 90°. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen casi paralelos. Los *alveoli dentales* de los incisivos están dispuestos en forma de “U”. La sínfisis mandibular está fusionada formando una *synostosis intermandibularis* que en vista lateral se continua con el *margo ventralis* de la *pars molaris* del *corpus mandibulae*. En vista dorsal la *synostosis intermandibularis* se extiende hasta la mitad del *alveoli dentale* del p3, por lo que sobre la *pars molaris* solo se encuentran las piezas dentarias p4 a m3. El *margo ventralis* de la *pars molaris* es bastante recto, mientras que la altura del *corpus mandibulae* por debajo del p3 (borde distal de la *synostosis intermandibularis*) es de 3/4 del alto de la *pars molaris* por debajo del m3.

El *ramus mandibulae* es bastante más alto que ancho resultando en un *angulus mandibulae* muy profundo, en vista dorsal está desplazado lateralmente formando un pequeño ángulo con respecto al *corpus mandibulae*. El *processus coronoideus* es muy pequeño. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* de superficie oval más largo en sentido transversal al *angulus mandibulae* y se dispone centrado con respecto a éste. La *incisura*

mandibulae es pequeña y plana. En vista dorsal el *collum mandibulae* se va ensanchando desde el borde caudal del *processus coronoideus* hasta los bordes laterales del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* tiene forma de lengüeta alargada en sentido tranvesal al plano sagital y con el borde lateral más expandido que el lingual. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal, casi al nivel del *margo infraorbitalis*, mientras que la *fossa mandibularis* es fuertemente cóncava. En la mandíbula, el *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* muy corto, apenas evidente, y un *caput mandibulae* apenas alargado medio-lateralmente, con su eje transversal centrado con el plano formado por el *angulus mandibulae*.

Dientes

Poseen dentición completa con la fórmula general de los mamíferos placentarios: I3/3 C1/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior todos los dientes están implantados en una serie cerrada sin diastemas, a excepción del I2 al C, que poseen un pequeño *margo interalveolaris* entre la pieza rostral y la siguiente. El I1 es rodentiforme, de sección oclusal curva, de modo que ambos I1 forman una arcada en “U” abierta. El I2, I3 y C son muy pequeños, de sección circular y posiblemente carentes de valor funcional, resultando así un diastema funcional entre el I1 y P1. El P1 es el más pequeño de los premolares, cuyo tamaño aumenta hacia el P4. En vista oclusal el P1 y P2 poseen un contorno subtriangular, en cambio el P3 y en particular el P4 se asemejan más a la morfología de los molares, de contorno trapezoidal con caras linguales y labiales paralelas. Las piezas P3 a M3 poseen un parastilo bien marcado. Los molares disminuyen de tamaño del M1 al M3. En la cara distal del M1 y el M3 se observa un leve surco casi imperceptible en el M2. A partir del P3 se hace más evidente la imbricación entre las piezas sucesivas, la cual es menos marcada entre M2 y M3.

En los dientes de la quijada inferior el i1 e i2 se insertan siguiendo la línea de la *synostosis intermandibularis*. Los i1 e i2 están muy comprimidos en sentido bilateral con el diámetro mesiodistal de aproximadamente la mitad del I1. El i3; el c y el p1 están muy reducidos en tamaño y son de morfología muy simple, formando un diastema funcional. El p2 es apenas más grande que los anteriores, y de sección oclusal subtriangular, y en algunos ejemplares se hace evidente el surco externo. El p3 y p4 están molarizados, con el surco externo bien marcado diferenciando el trigónido del talónido. El tamaño de las piezas

aumenta desde el p3 al m3. Si bien el trigónido es subigual, el talónido aumenta de tamaño en las piezas sucesivas. El trigónido de los p3 a m3 posee un borde labial redondeado, en cambio en el talónido, de sección oclusal triangular, el borde labial termina en punta. En el m3 el talónido se alarga distalmente dándole un aspecto trilobado a diferencia de los p3 a m1 que son bilobados.

Musculatura masticatoria (Figura IV.5)

M. temporalis

El *m. temporalis* no estaría tan desarrollado como el *m. masseter*, a juzgar por una *fossa temporalis* reducida y alargada mesiodistalmente. El desarrollo de las crestas (*sagittal*, *nuchae* y *supramastoidea*) sugieren el desarrollo de la *pars superficialis*. El *m. temporalis pars zigomática* parece estar bastante reducido, siguiendo una franja muy estrecha sobre el *os temporale*. La superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* es mucho más extensa en comparación a las porciones antes mencionadas. Si se considera al *m. temporalis* como un todo el área de origen antes mencionada no es tan extensa en comparación con los restantes Notoungulata de la Formación Santa Cruz. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está condicionada por un *processus coronoideus* poco desarrollado, adicionalmente el borde rostral del *ramus mandibulae* está muy desarrollado dorsoventralmente lo que permitiría la inserción de la *pars profunda*. El sitio de inserción para la *pars zigomática* es poco evidente.

M. masseter

Las áreas de origen del *m. masseter* se ubican sobre la *maxilla*. La cicatriz oval, mesial, sobre la cara ventral indica un área para el origen de un *m. masseter pars superficialis* muy desarrollado. Sobre la *crista facialis* se observa una cicatriz ancha que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum*, sobre la cual se originaría la *pars profunda*. En la mandíbula la inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae* que se proyecta distalmente. La *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la extensa superficie lateral del *angulus mandibulae*, cuya *fossa masseterica* es poco evidente.

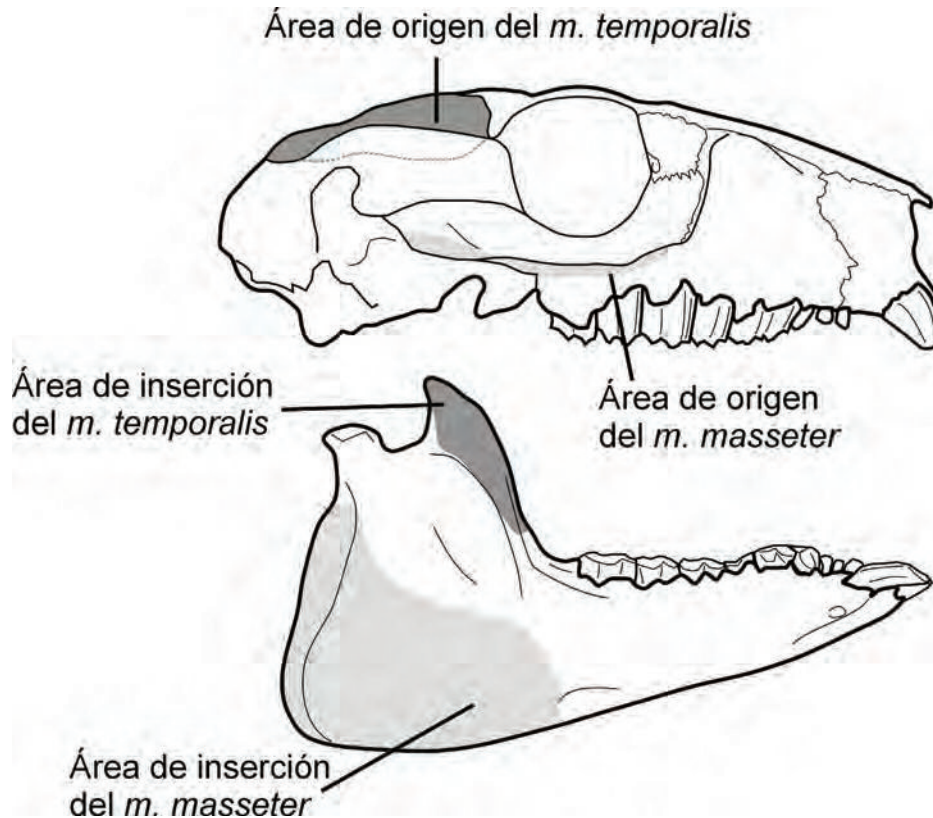


Figura IV.5. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Hegetotherium*.

IV.1.6. *Pachyrukhos* (Lámina IV.6)

Cráneo

El cráneo, en vista dorsal, es alargado en sentido rostrocaudal y ensanchado al nivel de las orbitae, presentando su ancho máximo sobre la mitad de la extensión del *margo infraorbitalis*, por detrás de la misma el cráneo se angosta distalmente conformando una región temporal muy corta. Las *linea temporalis* están demarcadas sólo en el *os parietale* por detrás de la *sutura coronalis* y nunca se juntan para formar la *crista sagittalis externa*. El *os temporale* forma la porción del *arcus zygomaticus* por detrás de una *orbita* extremadamente corta, formando únicamente la *facies articularis*. La *fossa temporalis* se comunica con la *orbita* por una abertura pequeña entre el pequeño *processus zygomaticus* del *os frontale* y el borde dorsal del *arcus zygomaticus*. En vista dorsal en su región temporal los márgenes delimitados por la *linea temporalis*, y las *cristae supramastoidae* forman una figura ovalada pequeña comprimida lateralmente, cuyo eje más largo se orienta oblicuamente en dirección mesio-distal, delimitando un *m. temporalis* sumamente reducido.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral está muy reducido formando la *facies articularis*. El borde dorsal del *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* se prolonga mesialmente formando parte del *margo infraorbitalis*. El *os zygomaticum* se continua por debajo de la *orbita* en la porción rostral del *margo infraorbitalis*. La *crista facialis* del *os zygomaticum* delimita el borde ventral del *arcus zygomaticus* por debajo de la *orbita* hasta el borde mesial de la misma, donde se ubica la *fossa mandibularis* sobre la cual se originaría el *m. masseter*.

La *orbita* posee una forma ovalada, alargada en dirección mesio-distal, y su borde mesial se ubica sobre el borde mesial del M2. Por delante del borde mesial, el *os lacrimale* posee el *processus lacrimalis rostralis* menos desarrollado que en *Hegetotherium*. Las orbitae convergen dorsalmente formando un ángulo en vista frontal de aproximadamente 40°, mientras que en vista dorsal los *marginis infra*, y *supraorbitalis* forman dos bordes curvos casi paralelos entre sí. Ambos *os frontales* ocupan gran parte de la superficie dorsal de cráneo. La *sutura frontonasalis* posee forma de “V” y la *sutura coronalis* forma una curva perpendicular al plano sagital.. En vista lateral el *os frontale* continúa en la misma dirección que el *os nasale* hasta la *sutura coronalis*, a partir de la cual el borde superior de la *calvaria* se vuelve globoso hacia la región occipital. La *maxilla* posee un *processus frontalis* que se extiende por sobre el frontal llegando casi hasta el borde mesial de la *orbita*.

El hocico en vista dorsal tiene forma triangular evidenciada por la forma del *os nasale* y las *suturæ nasomaxillarium*. En vista palatal el *palatum osseum* y la *maxilla* poseen un contorno ovalado. Los *alveoli dentales* de los I1 forman una arcada curva achatada que ocupa todo el ancho del hocico, mientras que los *alveoli dentales* del I2, I3, C y P1 están ausentes formando un diastema o *margo interalveolaris*. Los *alveoli dentales* del P2 hasta el M3 se disponen en dos semicurvas que se separan distalmente entre sí, por cuanto el *palatum osseum* alcanza su ancho máximo sobre el borde distal del M3. El borde rostral de la *sutura palatina transversa* se encuentra a la mitad del *alveoli dentale* del M1. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro se invagina formando una *fossa pterigopalatina* muy pequeña.

En la región occipital la *squama occipitalis* del *os occipitalis* es más alta que ancha, los *sinus epitympanicus* de la *pars squamosa* del *os temporale* están dilatados dorsalmente. Los meatos auditivos están dirigidos distalmente observándose así en vista occipital. El *foramen magnum* es subpentagonal en vista occipital, con los *condylus occipitalis* bajos. Ambos *processus paracondylaris* son aproximadamente de la misma longitud que la altura occipital.

Mandíbula

La *mandibula* posee dentición incompleta, el *corpus mandibulae* aumenta de altura en sentido distal y el *margo alveolaris*, que define el plano oclusal, forma con el *ramus mandibulae* un ángulo obtuso de aproximadamente 140°. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen en un ángulo de aproximadamente 30°. Los *alveoli dentalis* de i1 e i2 están dispuestos en forma de “U”. La sínfisis mandibular está fusionada formando una *synostosis intermandibularis* que en vista lateral se continua con el *margo ventralis* de la *pars molaris* del *corpus mandibulae*. En vista dorsal la *synostosis intermandibularis* se extiende hasta la mitad del *alveoli dentale* del p3. El *margo ventralis* de la *pars molaris* es curvo y a la altura del *corpus mandibulae*, por debajo del p3 (borde distal de la *synostosis intermandibularis*), es de 1/2 del alto de la *pars molaris* por debajo del m3.

El *ramus mandibulae* es casi tan alto como ancho, resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio y profundo, en vista dorsal está desplazado lateralmente formando un pequeño ángulo con respecto al *corpus mandibulae*. El *processus coronoideus* es muy pequeño. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* de superficie oval casi circular y centrado con respecto al *angulus mandibulae*. La *incisura mandibulae* es pequeña y curva. En vista dorsal el *collum mandibulae* está pobremente desarrollado.

Articulación cráneo mandibular

La *facies articularis* forma una superficie articular cóncava y estrecha ubicada por encima del plano oclusal, casi al nivel de la mitad de la *orbita*. La *fossa mandibularis* es fuertemente cóncava. En la mandíbula, el *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* muy corto, apenas evidente, y un *caput mandibulae* de contorno circular.

Dientes

Poseen dentición incompleta con la fórmula dentaria: I1/2 C0/0 P3/3 M3/3. En la dentición de la quijada superior todos los dientes maxilares están implantados en una serie cerrada y con cierto grado de imbricación. Entre el I1 y el P2 se forma un diastema o *margo interalveolaris*. El I1 es rodentiforme, de sección oclusal curva, de modo que ambos I1 forman una arcada en “U” abierta. El I2, I3, C y P1 están ausentes. Los premolares son más pequeños que los molares y aumentan progresivamente de tamaño. En vista oclusal el P2 posee un contorno subtriangular, en cambio el P3 y en particular el P4 se asemejan más a la morfología de los molares, de contorno trapezoidal con caras linguales y labiales casi paralelas. Las piezas P3 a M3 poseen un parastilo bien marcado. Los molares disminuyen de

tamaño del M1 al M3. En la cara labial del P2 al M3 se observan dos surcos, más pronunciados en los molares que en los premolares.

En los dientes de la quijada inferior el i1 e I2 se insertan siguiendo la línea de la *synostosis intermandibularis*. El i1 e i2 están muy comprimidos en sentido bilateral, con el diámetro mesiodistal del primero aproximadamente del doble del i2. El i3, el c y el p1 están ausentes. El p2 es muy pequeño y de sección oclusal subtriangular, y en algunos ejemplares se hace evidente el surco externo. El p3 y p4 están molarizados, con el surco externo bien marcado diferenciando el trigónido del talónido. El tamaño de las piezas aumenta desde el p3 al m3; si bien el trigónido es subigual, el talónido aumenta de tamaño en las piezas sucesivas. El trigónido de los p3 a m3 posee un borde labial redondeado, en cambio en el talónido, de sección oclusal triangular, el borde labial termina en punta. En el m3 el talónido se alarga distalmente dándole un aspecto trilobado a diferencia de los p3 a m1 que son bilobados.

Musculatura masticatoria (Figura IV.6)

M. temporalis

El *m. temporalis* estaría apenas desarrollado. Las *lineas temporalis* delimitan sobre el *os parietale* una superficie muy pequeña para el origen del *m. temporalis*. A diferencia del resto de los notoungulados se hace muy difícil postular posibles orígenes de los diferentes cuerpos de dicho músculo. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis* está condicionada por un *processus coronoideus* muy poco desarrollado, adicionalmente los accidentes óseos que permitirían postular las áreas de inserción de los diferentes cuerpos del *m. temporalis* son poco evidentes.

M. masseter

Las áreas de origen del masetero se ubican sobre la *maxilla*. La cicatriz oval y de disposición mesial sobre la cara ventral sugiere un área para el origen de un *m. masseter pars superficialis* sumamente desarrollado. Sobre la *crista facialis* se observa una cicatriz ancha que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum* por debajo de la *orbita*, sobre la cual se originaría la *pars profunda*. En la mandíbula la inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*, el cual se proyecta mesialmente sobre la *pars molaris* del *corpus mandibulae* hasta el borde mesial del m3. La *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la extensa superficie lateral del *angulus mandibulae*, cuya *fossa masseterica* está bien desarrollada.

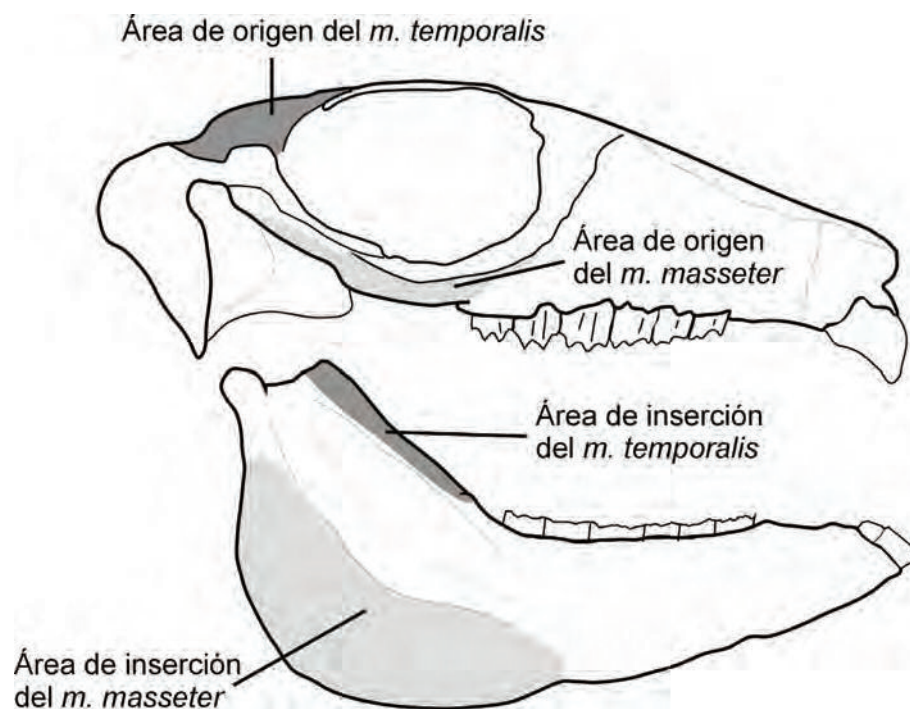


Figura IV.6. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Pachyrukhos*.

IV.2. LITOPTERNA

MACRAUCHENIIDAE

IV.2.1. *Theosodon* (Lámina IV.7)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es subromboidal y bastante alargado sobre el plano sagital, presentando su ancho máximo sobre el borde caudal de la *orbita*. El aspecto más distintivo es la retracción de las aberturas nasales que se ubican a la altura del P4. Por detrás de la *orbita* y a partir de ésta constricción postorbitaria se desarrollan caudalmente, sobre la *sutura coronalis*, las *linea temporalis*. Estas se juntan en el plano sagital formando sobre el borde dorsal de ambos *os parietale* una *crista sagittalis externa* muy pronunciada y ancha delimitada lateralmente por los bordes bien definidos de ambas *linea temporalis*. Sobre el *os occipitale* se forma una *crista nuchae* bien definida, extendiéndose caudalmente por detrás de la placa occipital. El borde dorsal de la *crista nuchae* desciende fuertemente en vista lateral y se continúa con la *crista supramastoidea* del *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El borde dorsal del *arcus zygomaticus* está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa*, que se extiende hasta la base de la *orbita*. El *os zygomaticum* no posee

un *processus frontalis* bien marcado, por cuanto la *fossa temporalis* se comunica con la *orbita* y sus márgenes delimitan una superficie muy extensa para el *m. temporalis*.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es bajo y se orienta casi paralelamente al plano oclusal. El borde dorsal está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* mientras que el borde ventral lo constituye el *os zygomaticum*, el cual se ensancha progresivamente extendiéndose por debajo del *margo infraorbitalis*. La *cresta facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum* formando la porción rostral de la *fossa infratemporalis*, que se ensancha a la altura del borde caudal de *orbita*. La *sutura zygomaticomaxilaris* corre con un leve ángulo descendente desde la *orbita* a la *fossa mandibularis*.

Las *orbita* poseen forma circular, se orientan verticalmente paralelas entre sí y un poco frontalizadas, de manera que en vista dorsal los *marginis infra* y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 60°. El *os frontale* en vista dorsal es de forma subpentagonal y en vista lateral es abovedado. Está delimitado por ambas *linea temporalis*, inmediatamente justo sobre la *sutura coronalis*. La *linea temporalis* finaliza rostralmente sobre la constricción postorbitaria. Rostralmente el *os frontale* forma con los *os nasales* una *sutura frontonasalis* semicurva.

El hocico en vista palatal es subrectangular, angosto y largo, los *alveoli dentales* de los incisivos se disponen en una línea curva en forma de “U” sobre el borde del hocico. Los *alveoli dentales* de los dientes poscaninos se disponen en línea recta casi paralelos entre sí, de modo que a este nivel el paladar es apenas más ancho que el hocico. La *sutura palatina transversa* entre el *os palatinum* y la *maxilla* se extiende hasta el borde mesial del M2. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en el borde en forma de “U” del *margo liber* sin que se forme la *fossa pterigopalatina*.

La región occipital es angosta y ancha. El *foramen magnum* es amplio y los *condylus occipitalis* son angostos, suavemente convexos y verticalizados. Los *processus paracondylaris* son proporcionalmente cortos y apenas sobresalen del borde ventral de los *condylus occipitalis*.

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición completa, el *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo obtuso de aproximadamente 125°. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen paralelamente y unidos por la *synostosis intermandibularis*, cuyo borde caudal se prolonga hasta el borde mesial del *alveolis dentalis* del p3. En vista lateral, el

borde ventral de la *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* es curvo y se proyecta ventralmente por debajo del *margo ventralis* del *corpus mandibulae*.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio, cuyo borde ventrocaudal presenta una rugosidad que constituiría el sitio de inserción del *m. masseter superficialis*. El *processus coronoideus* es muy alto, de aproximadamente de 1/3 de la altura del *ramus mandibulae*, y de borde superior redondeado y dirigido caudalmente. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* alargado en sentido transversal y centrado respecto al *angulus mandibulae* en vista dorsal. El *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular.

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* está apenas alargado lateralmente. La *facies articularis* del cráneo se encuentra apenas por encima del plano oclusal y presenta una *fossa mandibularis* muy arqueada y estrecha, limitada caudalmente por un *processus retroarticularis* bien desarrollado que desciende ventralmente casi hasta el plano oclusal. El *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* corto, y un *caput mandibulae* subcudrangular.

Dientes

La dentición es completa, con la fórmula general de los mamíferos placentarios: I3/3 C1/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior, los I1-3, el C y P1 poseen una corona caniniforme, y están separados por un pequeño diastema interdentario, dándole al hocico un aspecto reptiliano. En vista palatal el borde rostral es curvado, desgastándose sobre la cara lingual. En la mayoría de los especímenes consultados, los dientes superiores presentan avanzados signos de desgaste, aproximándose en vista oclusal a una figura subrectangular de mayor ancho labio-lingual. En las series poscaninas de aquellos especímenes con menor grado de desgaste se observa un cíngulo labial bien desarrollado. Los premolares se hacen más complejos del P2 al P4, con las dos últimas piezas molarizadas. El P4, M1 y M2 poseen el para, meso y metastilo bien desarrollados extendiéndose labialmente en el M2. En el M3 las cúspides estilares están casi tan desarrolladas como en el M2, excepto por el metastilo. El paracónulo está bien desarrollado y unido por la paracrista con el parastilo. El hipocono está bien desarrollado y se comunica con el protocono a través de crestas bien desarrolladas dirigidas hacia la posición del metacónulo que está ausente. En un avanzado estado de

desgaste se forman dos pliegues linguales entre el cóngulo mesial y el protocono, y entre protocono e hipocono. El primer pliegue puede incluso cerrarse formando una foseta.

En los dientes de quijada inferior los i1-3, c y p1 también poseen forma caniniforme y se insertan siguiendo una arcada curva sobre el borde mesial. La complejidad de la corona aumenta desde el p2 al p4. El p3 y p4 se molarizan progresivamente en particular el p4. Las coronas de los molares son de tipo selenodonte, y el talónido presenta un lofo transversal sobre el entocónido o “*entolófido*”, característico de los macrauquénidos, que se dirige mesiolingualmente y se comunica con el metalófido. De modo que, en avanzados estados de desgaste, el talónido posee mayor superficie oclusal que el trigónido.

Musculatura masticatoria (Figura IV.7)

M. temporalis

La musculatura temporal está muy bien desarrollada, lo cual es evidente por las fuertes líneas temporales del *os frontale* y las crestas (*sagittal*, *nuchae* y *supramastoidea*) bien desarrolladas delimitando una amplia *fossa temporalis* oval que se extiende más allá del borde occipital del cráneo. Sobre las crestas antes mencionadas se originaría la *aponeurosis* y fibras más profundas del *m. temporalis pars superficialis*. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular, posee una superficie dorsal muy estrecha y alargada mesiodistalmente, la cual provee de un área pequeña de origen para el *m. temporalis pars zigomática*, lo cual sugiere que, al igual que en la mayoría de los mamíferos herbívoros, este músculo estaría pobremente desarrollado. En cambio la *facies temporalis* de la *pars squamosa* del *os temporale* y la superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* es mucho más extensa. Si se considera al *m. temporalis* como una unidad las superficies antes mencionadas proporcionan de una extensiva área de origen para la totalidad de la masa muscular. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está ligada a la gran extensión del *processus coronoideus*, alto y curvado caudalmente. Adicionalmente, sobre el borde rostral del *ramus mandibulae* profundo se insertaría la *pars profunda*. Por detrás del m3 se observa una pequeña rugosidad que sugiere el anclaje tendinoso de una masa muscular pequeña de la *pars zigomática*.

M. masseter

El área de origen del *m. masseter* se ubica sobre la *maxilla* justo por delante de la *sutura zygomaticusmaxillaris* y *os zygomaticum*. En el borde rostral de la *crista fascialis* sobre

la *maxilla* se observa la rugosidad del *tuber fasciale*, sobre la cual se originaría el *m. masseter pars superficialis*. Mientras que sobre la cicatriz ancha que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum* se originaría la *pars profunda*. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría ubicada principalmente a lo largo de la rugosidad del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*, mientras que la *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la superficie lateral del *angulus mandibulae*, sobre una *fossa masseterica* muy evidente en este taxón.

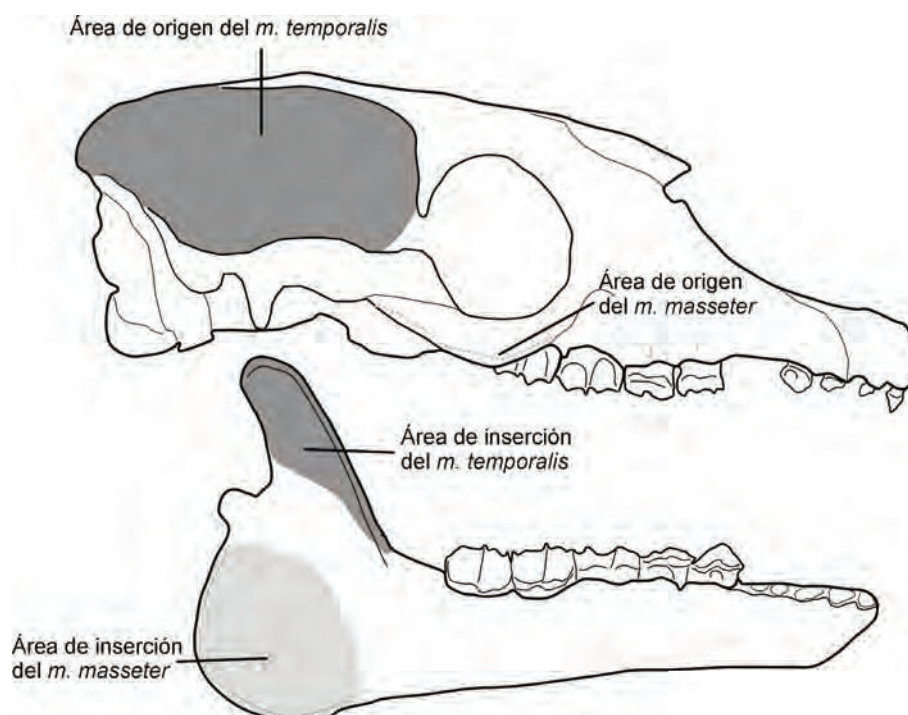


Figura IV.7. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Theosodon*.

PROTROTHERIIDAE

Los proterotéridos de la formación Santa Cruz están representado por cuatro géneros (*sensu* Soria 2001): *Anisolophus*, *Diadiaphorus*, *Tetramerorhinus* y *Thoatherium*.

IV.2.2. *Anisolophus* (Lámina IV.8)

El material disponible asignado a dicho género comprende cinco especímenes de la colección YPM-PU, incluyendo un *corpus mandibulae* muy fragmentario, dos mandíbulas muy bien preservadas y dos cráneos bastantes completos pero carentes de arcos zigomáticos.

Por dicho motivo, su descripción es incompleta para los objetivos planteados en esta tesis y por consiguiente la reconstrucción de la musculatura masticatoria no ha podido realizarse.

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es sub-triangular, de rostro muy corto y con las *fossa temporalis* ocupando la mitad de longitud del mismo, presentando su ancho máximo aparentemente sobre el borde caudal de la *orbita*. Por detrás de las *orbitae* las *linea temporalis* del *os frontale* se orientan perpendicular al plano sagital y luego convergen en el plano medio recorriendo la *sutura coronalis*. Dorsalmente, sobre el plano sagital de ambos *os parietale*, corre caudalmente la *crista sagittalis externa*, extendiéndose caudalmente al plano occipital en vista lateral. Sobre el *os occipitale* se forma una *crista nuchae* bien definida que se extiende caudalmente por detrás de la placa occipital. El borde dorsal de la *crista nuchae* en vista lateral forma un ángulo de aproximadamente 65 ° con el plano oclusal. El *os zygomaticum* posee un *processus frontalis* delgado mesiodistal que contacta dorsalmente con el *processus zygomaticus* del *os frontale*, por cuanto la *fossa temporalis* constituye una superficie muy extensa, está separada de la *orbita* para el *m. temporalis*. El *arcus zygomaticus* no está conservado en los especímenes disponibles.

Las *orbitae* poseen una forma circular cuyo borde rostral se ubica sobre el borde mesial del M1. Se orientan verticalmente, casi paralelamente al plano sagital. En vista dorsal los *margines infra* y *supraorbitalis* forman con el plano sagital un ángulo de aproximadamente 20°. El *os frontale* en vista dorsal es de forma subtriangular y en vista lateral se continúa con la misma orientación del borde dorsal de la *maxilla*, sobre la *sutura nasomaxillaris*. Está delimitado por las *linea temporalis*, inmediatamente justo por sobre la *sutura coronalis*. En vista dorsal, por detrás del ancho *processus zygomaticus* del *os frontae*, se ubica el *foramen supraorbitalis*. Sobre la superficie dorsal del *os frontale*, a partir del *canalis supraorbitalis*, se desarrollan en dirección al *os nasale* los *sulcus supraorbitalis*

El hocico en vista palatal es triangular, el borde labial del *alveoli dentalis* del único incisivo delimita el ancho máximo del hocico. Los *alveoli dentales* de los dientes poscaninos se disponen en líneas semicurvas, casi paralelos entre sí, de modo que caudalmente el *palatum osseum* es apenas más ancho que el hocico. La *sutura palatina transversa* y la *lamina horizontalis* no se encuentran bien preservadas.

La región occipital es subtriangular, con la región dorsal donde se delimitan las *cristae nucharum* expandida. El *foramen magnum* es subcircular y los *condylus occipitalis* son

suavemente convexos y algo verticalizados. Los *processus paracondylaris* son proporcionalmente cortos y no se extienden más allá del borde ventral de los *condylus occipitalis*.

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición incompleta. El *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo de casi 90°. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen casi paralelos entre sí y están unidos por la *synostosis intermandibularis*, cuyo borde caudal se prolonga hasta el borde mesial del *alveolis dentale* del p3. En vista lateral el borde ventral de la *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* es curvo, formando un pequeño ángulo con el *margo ventralis* del *corpus mandibulae*.

El *ramus mandibulae* es alto, resultando en un *angulus mandibulae* aparentemente amplio (ya que el borde caudal está roto) y profundo. El *processus coronoideus* es alto y angosto, casi subtriangular, de aproximadamente 1/4 de la altura del *ramus mandibulae*, y de borde superior redondeado. La *incisura mandibulae* es muy pequeña, de modo que el borde caudal del *processus coronoideus* casi se continúa con el *processus condylaris*. El *caput mandibulae* es muy alargado en sentido transversal y centrado en vista dorsal respecto al *angulus mandibulae*. El *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Dientes

La dentición es incompleta con la fórmula dentaria: I1/2 C0/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior, el único incisivo posee una corona caniniforme, y está separado por un diastema de los premolares. Los premolares y molares son braquiodontes, poseyendo un cíngulo anterolingual y un postcíngulo más desarrollados que el cíngulo lingual. Los premolares están muy molarizados. El P1 es pequeño y de corona más simple, con dos cúspides labiales. El P3 y P4 son apenas más chicos que el M1, de corona similar a los molares, con el P4 carente de metacónulo, y tres cúspides estilares bien desarrolladas como en los molares. El M3 es más grande que el M1 y M2. En el M3 el cíngulo distal está poco desarrollado. El hipocono presenta un buen desarrollo en M1 y M2, y está ausente en el P3, P4 y M3.

En los dientes de la quijada inferior el i1 es espatulado y comprimido labiolingualmente, y posee un pequeño diastema con el i1 de la otra hemimandíbula y el i2. El i2 está hipertrofiado, de sección en mediacaña. El c es muy pequeño y simple, casi no

presenta desgaste, y se inserta justo por detrás del i2, formando un diastema muy corto con el p1. El p1 es del doble de tamaño del c y de corona simple. Desde el p1 al m3 no se forman diastemas *interalveolares*. Los p2-p4 se molarizan progresivamente, y en particular el p4 posee el mismo tamaño y patrón de corona que el m1. Los p3-m3 son del tipo selenodontes, con el metacónido y entocónido bien desarrollados. En p3-4 el entocónido es conspicuo. En m1-3 el metacónido y entocónido están muy desarrollados y en el m3 se observa el hipoconúlido.

IV.2.3. *Diadiaphorus* (Lámina IV.9)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es de contorno sub-triangular, de rostro corto y con las *fossa temporalis* ocupando casi la mitad de longitud del mismo, presentando su ancho máximo sobre los *arcus zygomaticorum* a la altura de los *tuberculum articulare*. El borde dorsal de la *apertura nasi ossea* está retraído caudalmente, ubicándose a la altura del borde mesial del P1. Por detrás de la *orbita*, a partir de la constricción postorbitaria, se desarrollan justo por delante de la *sutura coronalis* las *linea temporalis*. Estas se juntan inmediatamente sobre el plano sagital formando, sobre el borde dorsal de ambos *os parietale*, la *crista sagittalis externa* muy pronunciada y extendida dorsalmente en vista lateral. En vista dorsal se encuentra delimitada lateralmente por los bordes bien definidos de la *linea temporalis*. Sobre el *os occipitale* se forma la *crista nuchae* bien definida, extendiéndose caudalmente por detrás de la placa occipital. El borde dorsal de la *crista nuchae* desciende casi verticalmente en vista lateral y se continúa con la *crista supramastoidea* del *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El borde dorsal del *arcus zygomaticus* está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa*, que se extiende hasta la *sutura temporozygomatica* (en forma de “L”) la base de la *orbita*. El *os zygomaticum* posee un *processus frontalis* que contacta dorsalmente con el *processus zygomaticus* del *os frontale*, por lo que la *fossa temporalis* (que se halla separada de la *orbita*) constituye una superficie muy extensa para el *m. temporalis*.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es bajo, descendiendo suavemente de modo que en vista lateral su borde ventral se ubica a la altura del *cervix dentalis* del M3. El borde dorsal en vista lateral es semicurvo y está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, mientras que el borde ventral lo constituye el *os zygomaticum*, el cual se ensancha progresivamente extendiéndose por debajo del *margo infraorbitalis* hasta el

borde mesial del M2. La *crista facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum* formando la porción rostral de la *fossa infratemporalis*.

La *orbita* posee una forma subcircular apenas más alta que ancha, cuyo borde rostral se ubica sobre el borde mesial del M1. Ambas *orbitae* se orientan verticalmente paralelas entre sí y un poco frontalizadas. En vista dorsal los *marginis infra*, y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 60°. El *os frontale* en vista dorsal es de forma subtriangular y en vista lateral se continúa con la orientación del borde dorsal del *os nasale*. Está delimitado por las *linea temporalis*, inmediatamente justo por delante de la *sutura coronalis*. En vista dorsal por detrás del ancho *processus zygomaticus* del *os frontae* se ubica un *foramen supraorbitalis*. Sobre la superficie dorsal de *os frontale*, a partir del *canalis supraorbitalis*, se desarrollan en dirección al *os nasale* y convergiendo sobre plano sagital los *sulcus supraorbitalis*. Ambos *os nasales* poseen una sección transversal al plano sagital en forma de media caña, de modo que sobre la *sutura internasalis* se forma un surco prominente continuación de ambos *sulcus supraorbitalis*.

El hocico en vista palatal es triangular, angosto y largo, el borde labial del *alveoli dentalis* del único incisivo delimita el ancho máximo del hocico. Los *alveoli dentales* de los dientes poscaninos se disponen en línea recta y casi paralelos entre sí, de modo que caudalmente el *palatum osseum* es apenas más ancho que el hocico. La *sutura palatina transversa* entre el *os palatinum* y la *maxilla* se extiende hasta el borde mesial del M2. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en un borde en forma de “U” del *margo liber* sin que se forme la *fossa pterigopalatina*.

La región occipital es angosta y alta. El *foramen magnum* es amplio y los *condylus occipitalis* son angostos, suavemente convexos y verticalizados. Los *processus paracondylaris* son proporcionalmente cortos y apenas sobresalen del borde ventral de los *condylus occipitalis*.

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición incompleta, el *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo casi recto. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen casi paralelamente entre sí, unidos por la *synostosis intermandibularis* cuyo borde caudal se prolonga hasta el borde mesial del *alveolis dentale* del p3. En vista lateral el borde ventral de la *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* es curvo y se proyecta ventralmente siguiendo la línea del *margo ventralis* del *corpus mandibulae*.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio y profundo, cuyo borde ventrocaudal presenta una rugosidad sobre la cual se insertaría el *m. masseter superficialis*. El *processus coronoideus* es alto y angosto, de aproximadamente 1/4 de la altura del *ramus mandibulae*, y de borde superior redondeado. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* alargado en sentido transversal y centrado respecto al *angulus mandibulae* en vista dorsal. El *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* está alargado lateralmente y comprimido en el centro formando dos bordes cóncavos, de modo que en los extremos es más ancho. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal y presenta una *fossa mandibularis* muy arqueada y estrecha, limitada caudalmente por un *processus retroarticularis* bien desarrollado. El *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* extendido y un *caput mandibulae* ovalado centrado respecto al *angulus mandibulae*.

Dientes

Posee una dentición incompleta con la fórmula dentaria: I1/2 C0/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior, el único incisivo posee una corona caniniforme, y está separado por un diastema de los premolares. En vista palatal el borde mesial es curvado, y la cara lingual se desgasta contra el i2. El grado de desarrollo y tamaño del I y el i2 se ha asociado a un dimorfismo sexual aparente (Scott 1910; Soria 2001). Los premolares y molares son braquiodontes, poseyendo un cíngulo lingual muy desarrollado. En vista oclusal poseen una sección subcuadrangular. Los premolares están sumamente molarizados. El P1 es pequeño y de corona más simple con dos cúspides labiales. El P3 y P4 son apenas más pequeños que el M1, de corona similar a los molares, con el P4 presentando el metaconulo asociado al metacono y las tres cúspides estilares muy desarrolladas al igual que en los molares. El M2 es de mayor tamaño que el M1 y M3. El M1 y M2 poseen el cíngulo distal muy desarrollado, que en estado avanzado de desgaste conecta al hipocono con el metastilo. En el M3 el cíngulo distal está pobremente desarrollado. El hipocono está bien desarrollado en el M1 y M2, es más pequeño en el M3, y está separado del protocono. En un avanzado estado de desgaste se forman dos fosetas. La foseta mesial se ubica sobre la mitad mesiodistal del molar, delimitada por el paracono, paraconulo, protocono y metaconulo; y la distal está delimitada por el metaconulo, hipocono, cíngulo distal y por el metastilo.

En los dientes de la quijada inferior el i1 es de forma cónica y comprimido mesiodistalmente. El i2 está hipertrofiado, presenta sección triangular con el ángulo más agudo formando el margen mesial del diente, y cuya corona se desgasta contra el único incisivo superior. El c es muy pequeño y simple, se inserta justo por detrás del i2 formando un diastema muy corto con el p1. El p1 es del doble de tamaño del c y de corona simple. Los p2-p4 se molarizan progresivamente, en particular el p3 y p4, los cuales poseen la misma configuración que el m1. Las coronas de los p3-m3 son del tipo selenodonte, con el entocónido poco desarrollado. En avanzados estados de desgaste el pliegue lingual del metafléxido desaparece, formándose un borde lingual recto. En cambio el pliegue labial del entofléxido solo desaparece en el m1, y se mantiene en los p3-p4 y m2-m3.

Musculatura masticatoria (Figura IV.8)

M. temporalis

La musculatura temporal está muy bien desarrollada, lo cual es evidente por el gran desarrollo de la *crista sagittal* y las fuertes *lineas temporales* del *os frontale* que delimitan una *fossa temporalis* oval amplia, que se extiende más allá del borde occipital del cráneo. Sobre las crestas antes mencionadas y la prominente *crista sagittal* se originaría la *aponeurosis* y las fibras más profundas del *m. temporalis pars superficialis*. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular, posee una superficie dorsal muy estrecha y corta mesiodistalmente, la cual proporciona un área muy pequeña de origen para el *m. temporalis pars zigomática*, lo cual sugiere que, al igual que en la gran parte de los mamíferos herbívoros, estaría ésta porción pobremente desarrollada. En cambio, la *facies temporalis* de la *pars squamosa* del *os temporale* y la superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* es mucho más extensa. Si se considera al *m. temporalis* como una unidad, las superficies antes mencionadas proveen de una área de origen extensiva para la masa muscular entera. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está ligada a la gran extensión del *processus coronoideus*, muy alto caudalmente, y adicionalmente al borde rostral del *ramus mandibulae* profundo, el cual permite la inserción de la *pars profunda*. Por detrás del m3 se observa una pequeña rugosidad que sugiere el anclaje tendinoso de una pequeña masa muscular de la *pars zigomática*.

M. masseter

El área de origen del *m. masseter pars superficialis* se ubica sobre el borde rostral de la *crista facialis*, mientras que sobre la ancha cicatriz que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum* se originaría la *pars profunda*. El área de origen para el *m. masseter*, considerado como un todo, está condicionada por una *fossa infratemporalis* corta. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo de la rugosidad del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*, mientras que la *pars profunda* probablemente se insertaría en la superficie lateral del *angulus mandibulae* sobre la *fossa maseterica*. La extensión de las áreas de inserción el *m. masseter* sugieren un gran desarrollo del mismo.

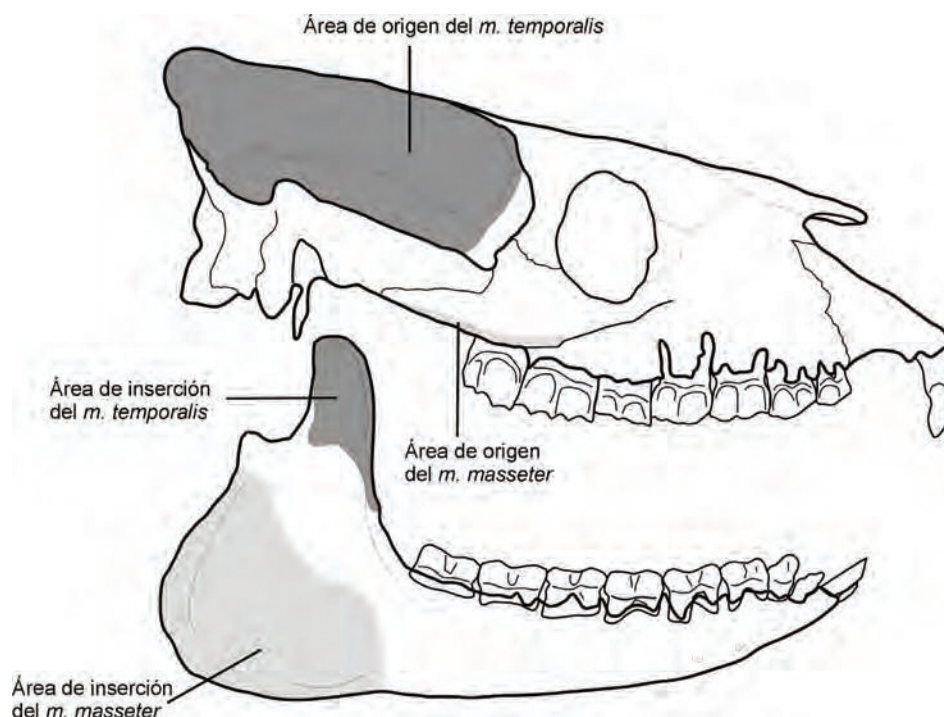


Figura IV.8. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Diadiaphorus*.

IV.2. 5. *Tetramerorhinus* (Lámina IV.10)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es sub-triangular, de rostro muy breve y con las *fossa temporalis* ocupando la mitad de la longitud del mismo, presentando su ancho máximo sobre la mitad del *arcus zygomaticus*. El borde dorsal de la *apertura nasi ossea* no está tan retraído

caudalmente, y se ubica a la altura del borde distal del I superior. Por detrás de las *orbitae* las *linea temporalis* del *os frontale* se orientan perpendicularmente al plano sagital y se juntan sobre la *sutura coronalis* en el plano medio. Dorsalmente, sobre el plano sagital de ambos *os parietale*, corre caudalmente la *crista sagittalis externa* extendiéndose caudalmente en vista lateral. En vista dorsal se encuentra delimitada lateralmente por los bordes bien definidos de la *linea temporalis*. Sobre el *os occipitale* se forma una *crista nuchae* bien definida, que se extiende caudalmente por detrás de la placa occipital. El borde dorsal de la *crista nuchae*, en vista lateral, forma un ángulo de aproximadamente 45 ° con el borde dorsal del *arcus zygomaticus* y se continúa con la *crista supramastoidea* del *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El borde dorsal del *arcus zygomaticus* está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa*, que se extiende hasta la *sutura temporozygomatica* (en forma de L). El *os zygomaticum* posee un *processus frontalis* ancho mesiodistal que contacta dorsalmente con el *processus zygomaticus* del *os frontale*, por lo que la *fossa temporalis* constituye una superficie muy extensa y separada de la *orbita* para el *m. temporalis*.

El *arcus zygomaticus* es en vista lateral casi tan alto como la *orbita*, descendiendo suavemente de modo que, en vista lateral, su borde ventral se ubica a la altura del *cervix dentalis* del M3. El borde dorsal en vista lateral es semicurvo y está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, mientras que el borde ventral lo constituye el *os zygomaticum* el cual se ensancha progresivamente extendiéndose por debajo del *margo infraorbitalis* hasta el borde mesial del M2. La *cresta facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum* formando la porción rostral de la *fossa infratemporalis*.

Las *orbitae* poseen una forma subcircular apenas más alta que ancha, cuyo borde rostral se ubica sobre el borde mesial del M1. Se orientan verticalmente casi paralelamente entre sí y algo frontalizadas. En vista dorsal los *margines infra* y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital con un ángulo de aproximadamente 40°. El *os frontale* en vista dorsal es de forma subtriangular, y en vista lateral se continúa con similar orientación que el borde dorsal del *os nasale*. Está delimitado por las *linea temporalis*, inmediatamente justo por delante de la *sutura coronalis*. En vista dorsal, por detrás del ancho *processus zygomaticus* del *os frontae*, se ubica el *foramen supraorbitalis*. Sobre la superficie dorsal del *os frontale*, a partir del *canalis supraorbitalis*, se desarrollan en dirección al *os nasale* los *sulcus supraorbitalis* que se continúan sobre la region caudal de la *sutura nasomaxillaris*. La superficie semiplana de

ambos *os nasales* se angosta caudalmente debido a la depresión que se forma por el *sulcus supraorbitalis* antes mencionado.

El hocico en vista palatal es de contorno triangular y angosto, el borde labial del *alveoli dentalis* del único incisivo delimita el ancho máximo del hocico. Los *alveoli dentales* de los dientes poscaninos se disponen en líneas semicurvas, casi paralelas entre sí, de modo que caudalmente el *palatum osseum* es apenas más ancho que el hocico. La *sutura palatina transversa* entre el *os palatinum* y la *maxilla* se extiende hasta el borde mesial del M2. El *palatum osseum* ocupa la mitad de la longitud total del cráneo. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en un *margo liber* en forma de “U”, sin que se forme la *fossa pterigopalatina*.

La región occipital es angosta y alta. El *foramen magnum* es estrecho y los *condylus occipitalis* son angostos, suavemente convexos y poco verticalizados. Los *processus paracondylaris* son proporcionalmente cortos y se extienden ventralmente hasta el plano occipital

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición incompleta; el *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo casi recto. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen formando entre sí un ángulo de aproximadamente 15°, unidos por la *synostosis intermandibularis* cuyo borde caudal se prolonga hasta el borde mesial del *alveolis dentale* del p3. En vista lateral el borde ventral de la *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* es curvo y se proyecta ventralmente, siguiendo la línea del *margo ventralis* del *corpus mandibulae*.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio y profundo. El *processus coronoideus* es alto y angosto, de aproximadamente 1/4 de la altura del *ramus mandibulae*, y de borde superior redondeado. El *processus condylaris* exhibe un *caput mandibulae* muy alargado en sentido transversal y desplazado lateralmente, en vista dorsal, respecto al *angulus mandibulae*. El *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo-mandibular.

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* está alargado lateralmente y comprimido en el centro en forma de lengüeta, de manera que es más ancho en el extremo

lateral. La *facies articularis* del cráneo se encuentra casi sobre el plano oclusal y presenta una *fossa mandibularis* pequeña, estrecha y arqueada, limitada caudalmente por un *processus retroarticularis* con un buen desarrollo. El *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* bien desarrollado con el *caput mandibulae* muy alargado y desplazado lateralmente respecto al *angulus mandibulae*.

Dientes

La dentición es incompleta con una fórmula dentaria: I1/2 C0/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior, el único incisivo posee una corona caniniforme, y está separado por un diastema de los premolares. En vista palatal el borde mesial es curvado, y la cara lingual se desgasta contra el i2. Los premolares y molares son braquiodontes, poseyendo un cingulo lingual y labial muy desarrollado. En vista oclusal estas piezas poseen una sección subrectangular, con el eje linguolabial más largo. Los premolares están muy molarizados. El P1 es pequeño y de corona más simple, con dos cúspides labiales. El P3 y P4 son apenas más chicos que el M1, de corona similar a los molares, con el P4 presentando el metacónulo asociado al protocono y las tres cúspides estilares bien desarrolladas al igual que en los molares. El M2 es más grande que el M1 y M3. El M1 y M2 poseen el cingulo distal muy desarrollado, que en estado avanzado de desgaste conecta al hipocono con el metastilo. En el M3 el cingulo distal está pobremente desarrollado. El hipocono está bien desarrollado en el M1 y M2, es más pequeño en el M3 y está más asociado al metacónulo que al protocono. En un avanzado estado de desgaste se forman dos fosetas, una mesial y otra distal. La primera en formarse y desaparecer por el desgaste en el M1 es la foseta mesial, que se ubica sobre la mitad mesiodistal del molar. Está delimitada por el paracono, paraconulo, protocono y metaconulo. La foseta distal permanece aún con un avanzado estado de desgaste y está delimitada por el metaconulo, hipocono, cingulo distal y el metastilo.

En los dientes de la quijada inferior el i1 es de forma cónica, comprimido mesiodistalmente, y posee un pequeño diastema con el i1 de la otra hemimandíbula y el i2. El mismo está hipertrofiado, es de sección subtriangular y su corona se desgasta contra el único incisivo superior. El c es muy pequeño y simple, casi no presenta desgaste y se inserta formando un diastema muy corto con el i2 y el p1. El p1 es del doble de tamaño del c y de corona simple. De el p1 al m3 no se forman diastemas *interalveolares*. Los p2-p4 se molarizan progresivamente, en particular el p4 posee el mismo tamaño y patron de corona que el m1. Los p3-m3 son del tipo selenodontes, con el metacónido y entocónido bien desarrollados. En avanzados estados de desgaste los pliegues linguales sobre el metafléxico y

entofléxido desaparecen en el m1 y m2, formándose un borde lingual recto. En el m3 se observa un hipoconúlido bien desarrollado.

Musculatura masticatoria (Figura IV.9)

M. temporalis

La musculatura temporal estaba muy bien desarrollada, evidenciada por el gran desarrollo de la *crista sagittal* y las *lineas temporalis* del *os frontale*, que delimitan una *fossa temporalis* oval extensa, que se extiende más allá del borde occipital del cráneo. Sobre las crestas antes mencionadas y la prominente *crista sagittal* se originarían tanto la *aponeurosis* como las fibras más profundas del *m. temporalis pars superficialis*. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular exhibe una superficie dorsal ancha pero breve mesiodistalmente, formando un área de origen muy pequeña para el *m. temporalis pars zigomática*, lo cual sugiere el desarrollo de esta porción sería más bien pobre. En cambio, la superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* es mucho más amplia. Las superficies antes mencionadas sugieren un gran desarrollo de la masa muscular del *m. temporalis* si es considerado como una sola unidad. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está vinculada al gran desarrollo del *processus coronoideus*. La *pars profunda* se insertaría sobre el borde rostral de un *ramus mandibulae* sumamente profundo. Por detrás del m3 y casi sobre el borde del un *ramus mandibulae* se observa una pequeña rugosidad sobre la cual se insertaría una discreta masa muscular de la *pars zigomática*.

M. masseter

El área de origen del *m. masseter pars superficialis* se encuentra sobre el borde rostral de la *crista facialis*, mientras que la *pars profunda* se originaría sobre la ancha cicatriz que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum*. El área de origen para el *m. masseter* considerado como en conjunto no es muy extensa, ya que está condicionada por una *fossa infratemporalis* corta. Por el contrario, la inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo del extenso borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*. La *pars profunda* probablemente se insertaría en la superficie lateral del *angulus mandibulae* sobre la *fossa masetérica*. La gran extensión de las áreas de inserción para ambas partes del *m. masseter* sugiere un gran desarrollo de éste grupo muscular.

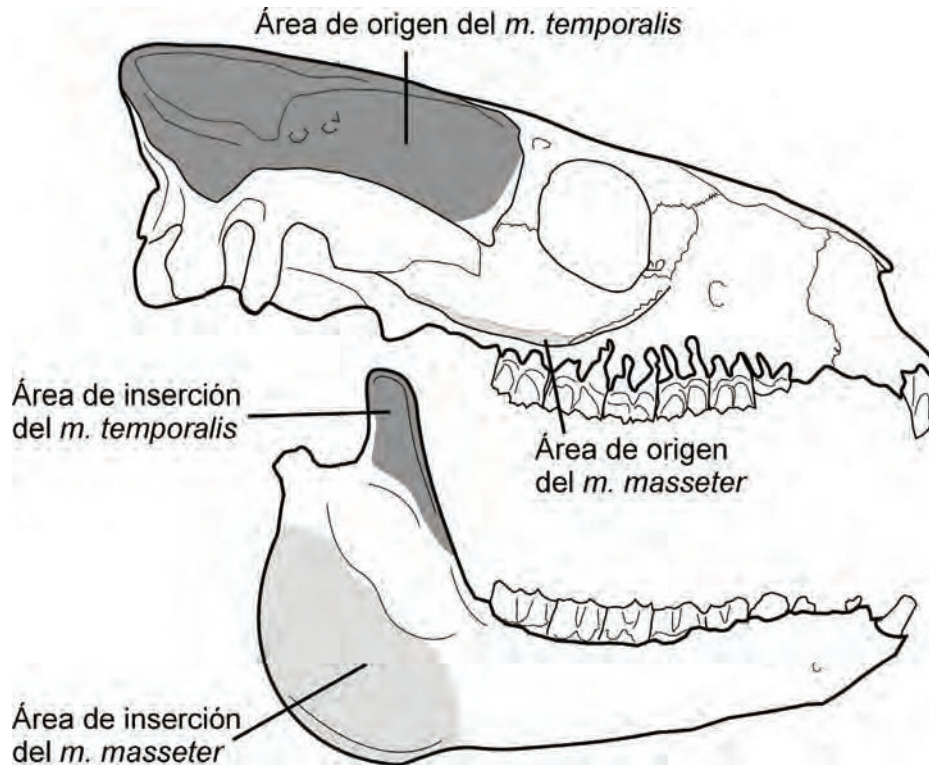


Figura IV.9. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Tetramerorhinus*.

IV.2.6. *Thoatherium* (Lámina IV.11)

Cráneo

En vista dorsal el cráneo es subtriangular presentando su ancho máximo sobre los *arcus zygomaticorum* a la altura de los *processus zygomaticus* del *os frontae* justo por detrás de la *orbita*. El borde dorsal de la *apertura nasi ossea* se ubica a la altura del borde distal del incisivo superior. Por detrás de la *orbita*, a partir de constricción postorbitaria, se desarrollan justo por detrás de la *sutura coronalis* las *linea temporalis*. Estas se disponen perpendicularmente al plano sagital hasta la *sutura coronalis*, y luego convergen en el plano sagital formando una pequeña cuña sobre el borde dorsal de ambos *os parietale*. La *crista sagittalis externa* se encuentra muy pronunciada y extendida caudalmente en vista lateral. En vista dorsal se encuentra delimitada lateralmente por los bordes bien definidos de ambas *linea temporalis*. El *os occipitale* se extiende caudalmente bastante por detrás de la placa occipital, y posee una *crista nuchae* bien definida que se orienta casi paralela al plano sagital. El borde dorsal del *arcus zygomaticus* está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa*, que se prolonga hasta la *sutura temporozygomatica* (en forma de L). El *os zygomaticum* posee

un *processus frontalis* angosto que contacta dorsalmente con el *processus zygomaticus* del *os frontae*, por lo que la *fossa temporalis* se encuentra separada de la *orbita*.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es bajo y se orienta casi paralelo al plano oclusal. El borde dorsal en vista lateral es semicurvo y está formado por el *procesus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, mientras que el borde ventral lo constituye el *os zygomaticum*, el cual es más ancho por debajo del borde postorbitario. La *crista facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum*.

Las *orbitae* poseen un contorno circular, cuyo borde rostral se ubica sobre el borde mesial del M1. Se orientan verticalmente paralelas entre sí y ligeramente frontalizadas. En vista dorsal los *margines infra* y *supraorbitalis* convergen en el plano sagital en un ángulo de aproximadamente 45°. El *os frontale* en vista dorsal es de forma subtriangular y en vista lateral se prolonga con la orientación del borde dorsal del *os nasale*. Está delimitado caudalmente por la *sutura coronalis* y rostralmente por la *sutura frontonasalis*. El *foramen supraorbitalis* se observa en vista dorsal por detrás del *processus zygomaticus* del *os frontale*. Sobre la superficie dorsal del *os frontale*, a partir del *canalis supraorbitalis*, se desarrolla en dirección al *os nasale* los *sulcus supraorbitalis*. Estos convergen sobre el plano sagital justo por delante de la *sutura frontonasalis* y se continúan muy brevemente sobre la *sutura internasalis*, pero también se separan recorriendo rostralmente las *suturæ nasomaxillarium* y presentando, en vista dorsal, el contorno de una estrella.

El hocico en vista palatal es triangular, el ancho máximo del hocico siendo delimitado por el borde labial del *alveoli dentalis* del único incisivo. Los *alveoli dentales* de los dientes poscaninos se disponen en línea recta, casi paralelos entre sí, de modo que caudalmente el *palatum osseum* es apenas más ancho que el hocico. La *sutura palatina transversa* entre el *os palatinum* y la *maxilla* se extiende hasta el borde mesial del M2. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en el borde en forma de “U” del *margo liber*, sin que se forme la *fossa pterigopalatina*.

La región occipital es subtriangular, con el ángulo más agudo dispuesto dorsalmente. El *foramen magnum* es oval y los *condylus occipitalis* son prominentes y verticalizados. Los *processus paracondylaris* son proporcionalmente cortos y apenas sobresalen del borde ventral de los *condylus occipitalis*.

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición incompleta; el *corpus mandibulae* formando con el *ramus mandibulae* un ángulo casi recto. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen casi paralelos entre sí, unidos por una *synostosis intermandibularis* cuyo borde caudal se prolonga hasta el borde mesial del *alveolis dentale* del p3. En vista lateral, el borde

ventral de la *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* es recto y se proyecta ventralmente siguiendo la línea de un *margo ventralis* del *corpus mandibulae* apenas recurvado.

El *ramus mandibulae* es ancho y alto, resultando en un *angulus mandibulae* muy amplio y profundo. El *processus coronoideus* es alto y bastante angosto, en vista lateral se aproxima a un triángulo rectángulo con la hipotenusa curva. El *processus condylaris* presenta un *caput mandibulae* sumamente alargado en sentido transversal y desplazado en vista dorsal hacia el plano sagital respecto al *angulus mandibulae*. El *collum mandibulae* se va ensanchando desde el punto más rostral de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular.

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* está alargado lateralmente y comprimido en el centro, formando dos bordes cóncavos y ensanchándose lateralmente en forma de lengüeta. La *facies articularis* del cráneo se encuentra por encima del plano oclusal, a la altura del *margo infraorbitalis*, y presenta una *fossa mandibularis* pequeña y estrecha limitada caudalmente por un *processus retroarticularis* bien desarrollado. En la mandíbula el *procesus condylaris* posee un *collum mandibulae* muy corto, con una *incisura mandibulae* casi tan ancha como el *processus coronoideus* y un *caput mandibulae* desplazado en vista dorsal hacia el plano sagital respecto al *angulus mandibulae*.

Dientes

Posee una dentición incompleta con la fórmula dentaria: I1/2 C0/1 P4/4 M3/3. En la dentición de la quijada superior, el único incisivo muestra una corona caniniforme, y está separado por un diastema de los premolares. Los premolares y molares son braquiodontes y exhiben un cíngulo lingual muy desarrollado, poseyendo en vista oclusal una sección subcuadrangular. Los premolares están muy molarizados. El P1 es pequeño y de corona más simple, mientras que el P3 y P4 son apenas más chicos que el M1 y de corona similar a los molares, con parastilo y mesostilo bien desarrollados y el metastilo menos evidente. El metacónulo está presente en el P4, M1 y M2, muy poco desarrollado y formando un tabique a modo de metalofo entre el metacono y el protocono. El M2 es más grande que el M1 y M3. Los P3 a M2 poseen el cíngulo distal muy desarrollado, que en estado avanzado de desgaste conecta al hipocono con el metacono. En el M3 el cíngulo distal está poco desarrollado. El hipocono se desarrolla de forma marcada en el P3 a M2, pero suele estar ausente en el M3.

En los dientes de la quijada inferior el i1 e i2 son de forma espatulada y comprimidos en el eje labiolingual, con el i2 apenas más grande que el i1. El c es muy pequeño y simple. Los incisivos y el canino forman entre sí un pequeño diastema interalveolar. El p1 posee corona simple. Los p2-p4 se molarizan progresivamente, en particular el p3 y p4, los cuales poseen la misma configuración del m1. Las coronas de los p3-m3 son del tipo selenodonte, sin entocónido. En estados avanzados de desgaste el pliegue lingual del metafléxico desaparece, formándose un borde lingual recto. En cambio, el pliegue labial del entofléxico solo desaparece en el m1, y se mantiene en los p3-p4 y m2-m3.

Musculatura masticatoria (Figura IV.10)

M. temporalis

La musculatura temporal estaba sumamente desarrollada y se extendía caudalmente por detrás de la articulación cráneo-mandibular. El *m. temporalis pars superficialis* se originaría sobre la *crista sagittal* y las fuertes *lineas temporales* del *os frontale* que delimitan una *fossa temporalis* muy amplia, que se extiende más allá del borde occipital del cráneo. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo-mandibular, posee una pequeña superficie dorsal subtriangular, por lo que el área de origen para el *m. temporalis pars zigomática* es muy pequeña, sugiriendo un pobre desarrollo. En cambio la *facies temporalis* de la *pars squamosa* del *os temporale* y la superficie del *os parietale*, sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis*, son mucho más extensas. Si se considera al *m. temporalis* en conjunto, las superficies antes mencionadas proveen una extensa área de origen para toda la masa muscular. Sobre la mandíbula, el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* se ubicaría sobre un *processus coronoideus* muy alto pero delgado, y la *pars profunda* sobre el borde rostral de un *ramus mandibulae* profundo que se ensancha en dirección al m3. Por detrás del m3 se observa una pequeña concavidad donde podría insertarse una pequeña masa muscular de la *pars zigomática*.

M. masseter

El área de origen del *m. masseter pars superficialis* se ubica sobre el borde rostral de la *crista facialis*, en tanto que sobre la amplia cicatriz que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum* se originaría la *pars profunda*. La inserción de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*, mientras que la *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la

superficie lateral del *angulus mandibulae* sobre una *fossa masetérica* bien desarrollada. El área de origen para el *m. masseter* considerado como una unidad estaría condicionada por una *fossa infratemporalis* corta. Sin embargo, las áreas de inserción del *m. masseter* sobre el *ramus mandibulae* son lo suficientemente amplias, sugiriendo un desarrollo igual o apenas menor al *m. temporalis*.

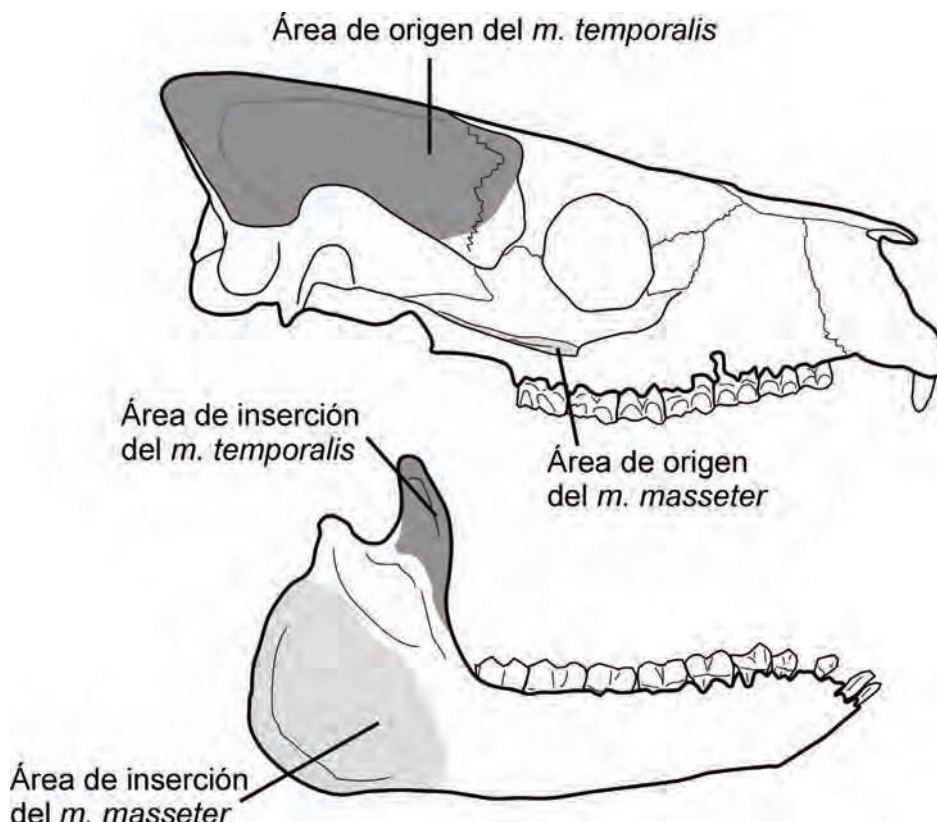


Figura IV.10. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Thoatherium*.

IV.3. ASTRAPOTHERIA

Los astrapotérios de la formación santacruz están representados únicamente por los integrantes del género *Astrapotherium*.

IV.1.1. *Atrapotherium* (Lámina IV.12)

Cráneo

En vista dorsal el aspecto más distintivo del cráneo es la retracción de los nasales y la gran extensión de los frontales. Presenta su ancho máximo al nivel de las *facies articulares* del

arcus zygomaticus. Por detrás de la *orbita* la *calvaria* comienza a angostarse y por detrás de la *sutura coronalis*, que se fusiona en el adulto, la *linea temporalis* forma una cresta muy robusta que delimita la *fossa temporalis*. Las *linea temporalis* se juntan sobre el plano sagital caudalmente sobre el *os occipitale*, sobre el cual divergen inmediatamente formando una *cresta nuchae* bien definida extendiéndose caudalmente por detrás de la placa occipital. El borde dorsal de la *cresta nuchae* desciende fuertemente en vista lateral y se continúa con la *cresta supramastoidea* del *processus occipitalis* de la *pars squamosa* del *os temporale*. El borde dorsal del *arcus zygomaticus* está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa*. El *os zygomaticum* no posee un *processus frontalis* bien marcado, por lo que la *fossa temporalis* se comunica con la *orbita* y sus márgenes delimitan una superficie muy extensa para el *m. temporalis*, la cual aumenta caudalmente, en particular por detrás de la articulación cráneo mandibular.

El *arcus zygomaticus* en vista lateral es casi tan alto como la *orbita* y se orienta casi paralelamente al plano oclusal. El borde dorsal está formado por el *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale* mientras que el borde ventral lo constituye el *os zygomaticum* el cual se extiende por debajo del *margo infraorbitalis*. La *cresta facialis* delimita en vista lateral el borde ventral del *os zygomaticum* formando la porción rostral de la *fossa infratemporalis*. La *sutura zygomaticomaxilaris* cursa con un leve ángulo descendente desde la *orbita* a la *fossa mandibularis*.

Las *orbita* posee contorno circular y se orientan casi paralelas entre sí tanto vertical como horizontalmente. El *os frontale* en vista dorsal ocupa gran parte de la extensión del cráneo y en vista lateral es abovedado. Está delimitado caudalmente por las *sutura coronalis* y rostralmente por la *sutura frontonasalis*. El *os nasale* está muy reducido, y en vista lateral sobresale dorsalmente hacia arriba.

En vista palatal el cráneo es subtriangular, angostándose hacia el hocico. El *pallatum oseum* es rectangular, angosto y alargado. Los *alveoli dentales* de los poscaninos se disponen en líneas semicurva casi paralelas entre sí. Así, sobre el borde distal de los *alveoli dentales* de los M3, el *pallatum oseum* es casi tan ancho como entre los caninos. La *sutura palatina transversa* entre el *os palatinum* y la *maxilla* se extiende apenas por sobre el borde distal del M2. La *lamina horizontalis* que forma la porción caudal del paladar duro termina en el borde en forma de “V” del *margo liber* sin que se forme la *fossa pterigopalatina* y dando lugar a una abertura de las coanas internas muy pequeñas.

La región occipital es angosta y alta. El *foramen magnum* es amplio y los *condylus occipitalis* son anchos, suavemente convexos y muy verticalizados. Los *processus*

paracondylaris son proporcionalmente cortos y apenas sobresalen del borde ventral de los *condylus occipitalis*.

Mandíbula

La *mandibula* posee la dentición incompleta, el *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo casi recto. En vista dorsal ambos *corpora mandibulae* se disponen paralelamente entre sí y unidos por la *synostosis intermandibularis*, cuyo borde caudal se prolonga sin llegar hasta el borde mesial del *alveolis dentale* del p4. En vista lateral el borde ventral de la *synostosis intermandibularis* de la *pars incisiva* es recurvada formando un suave ángulo con el *margo ventralis* del *corpus mandibulae*. Los *margines alveolaris* e *interalveolaris* son casi paralelos con el *margo ventralis*.

El *ramus mandibulae* es ancho y muy alto resultando en un *angulus mandibulae* muy profundo, cuyo borde ventro-caudal presenta una rugosidad, sitio de inserción del *m. masseter superficialis*. El *processus coronoideus* es muy alto, de aproximadamente 1/3 de la altura del *ramus mandibulae*, y de borde superior redondeado terminando casi en punta. El *processus condylaris* posee un *caput mandibulae* alargado en sentido transversal y desplazado labialmente respecto al *angulus mandibulae* en vista dorsal. El *collum mandibulae* se va ensanchando desde la mitad de la *incisura mandibulae* hasta los bordes lateral y sagital del *caput mandibulae*.

Articulación cráneo mandibular

El *tuberculum articulare* de la *facies articularis* está apenas alargado lateralmente. La *facies articularis* del cráneo se encuentra casi sobre el plano oclusal y presenta una *fossa mandibularis* muy arqueada y estrecha limitada caudalmente por un *processus retroarticularis* bien desarrollado que desciende ventralmente casi hasta el plano oclusal y es apenas más corto que el *processus paracondylaris*. El *processus condylaris* posee un *collum mandibulae* corto, y un *caput mandibulae* ovalado más engrosado lateralmente que sobre la porción que descansa sobre el *ramus mandibulae*.

Dientes

Posee una dentición incompleta con una fórmula I0/3 C1/1 P2/1 M3/3. En la dentición de la quijada superior los incisivos superiores están ausentes mientras que los C están hipertrofiados formando grandes defensas de sección triangular con el ángulo más agudo formando el margen distal del diente y cuyo borde mesial se desgasta sobre el canino inferior.

Los dientes poscaninos poseen un cíngulo labial bien marcado. El P3 es el más pequeño y bajo que el P4, ambos presentando una corona subcircular con una cúspide lingual unida mesialmente al ectolofo por el protofofo. Los molares superiores poseen un ectolofo alto y ancho, y el protofofo bien desarrollado. El parastilo está bien definido y sobre la cara labial posee un pequeño surco más demarcado en M2 y M3. El M1 y M2 poseen contorno trapezoidal con un pliegue lingual muy profundo, delimitado por el borde distal del protofofo y el borde mesial de la crista. En cambio, el M3 es de sección subtriangular. En estado avanzado de desgaste el cíngulo distal se une al hipocono encerrando una foseta distal. El M2 es proporcionalmente más grande que el M1 y M3, sobre el cual se observa una foseta mesial delimitada por la crista, el ectolofo y metalofo.

En los dientes de quijada inferior los i1-3 son espatulados, comprimidos mesiodistalmente y de sección oclusal bilobulada. Se insertan verticalizados sobre la *pars incisiva* del *corpus mandibulae*. El c está hipertrofiado formando las defensas inferiores, las cuales son de contorno curvo, cuya cara distal se desgasta contra el C superior. Entre el c y el p4 hay un extenso diastema. El p4 es sumamente pequeño, con el paralófido bien desarrollado, y de contorno oclusal bicuspidado. Los molares se hacen progresivamente más largos. El trigónido y el talónido forman dos lofos, de modo que en la cara lingual se observan dos valles que disminuyen su amplitud con el desgaste. Sobre la cara labial se observa un surco entre el trigónido y talónido que separa el anterolófido del posterolófido.

Musculatura masticatoria (Figura IV.11)

M. temporalis

La musculatura temporal está muy bien desarrollada, lo cual es evidente por las fuertes líneas temporales del *os frontale* y *parietale* como así también de las *crista nuchae* y *supramastoidea* delimitando una *fossa temporalis* más amplia caudalmente y que se extiende más allá del borde occipital del cráneo. Sobre las crestas antes mencionadas se originaría la *aponeurosis* y fibras más profundas del *m. temporalis pars superficialis*. El *processus zygomaticus* de la *pars squamosa* del *os temporale*, que forma la *facies articularis* de la articulación cráneo mandibular, posee una superficie dorsal muy estrecha y breve rostro-caudalmente, la cual provee un área muy pequeña para el origen del *m. temporalis pars zigomática*. Esto sugiere que, al igual que en la mayoría de los mamíferos herbívoros, este músculo estaría pobremente desarrollado. En cambio, la superficie del *os parietale* sobre la cual se originaría la *pars profunda* del *m. temporalis* forma una pared vertical muy extensa, sugiriendo un mayor desarrollo de este cuerpo mandibular por sobre los demás. Si se

considera al *m. temporalis* como un todo, las superficies antes citadas configuran una extensa área de origen para toda esta masa muscular. En la mandíbula el área de inserción del *m. temporalis pars superficialis* está vinculada a la gran extensión de un *processus coronoideus* alto pero estrecho. Adicionalmente, el borde rostral profundo del *ramus mandibulae* permite la inserción de una gran masa muscular de la *pars profunda*. Por detrás del m3 se observa una pequeña rugosidad cóncava que sugiere el anclaje tendinoso de una masa muscular muy pequeña, posiblemente debida a la *pars zigomática*.

M. masseter

El área de origen del *m. masseter pars superficialis* se ubica sobre el borde rostral de la *crista fascialis*, mientras que sobre la cicatriz ancha que se extiende por el *processus temporalis* del *os zygomaticum* se originaría la *pars profunda*. La inserción sobre la mandíbula de la *pars superficialis* de este músculo estaría principalmente a lo largo de la rugosidad del borde caudal y ventral del *angulus mandibulae*, mientras que la *pars profunda* probablemente se insertaría sobre la superficie lateral del *angulus mandibulae* sobre la *fossa masseterica*.

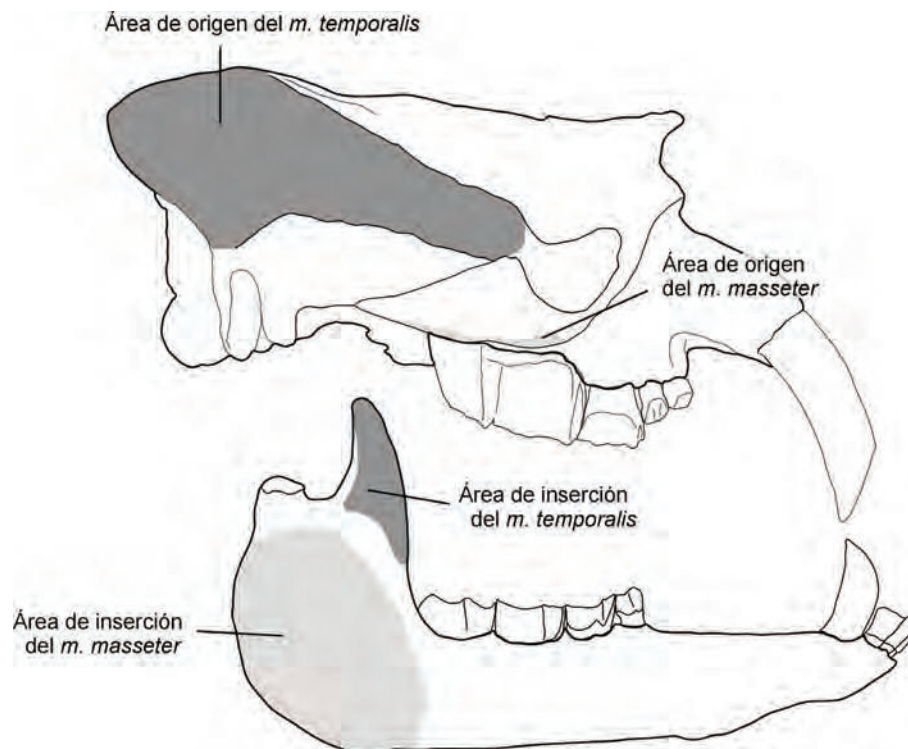


Figura IV.11. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria de *Astrapotherium*.

V. RESULTADOS

V.I. ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL

Medidas lineales

Los valores de masa de cada espécimen discriminados por cada ecuación considerada se listan en el Apéndice VII, como así también la media ponderada para cada conjunto de ecuaciones (simples, multivariadas) formuladas por cada autor. Los promedios de los taxones determinados (conferidos) al nivel de especie se listan en la Tabla V.1.

Tabla V.1. Promedio de las estimaciones de masa corporal por especie

Familia	Especie	Janis (1990a)			Mendoza et al. (2006)		
		Media	d.e.	n	Media	d.e.	n
Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium magnum</i>	1339,11	957,75	5	908,90	223,07	4
Macraucheniiidae	<i>Theosodon garretorum</i>	142,74		1	173,34		1
	<i>Theosodon gracilis</i>	112,44	60,09	2	130,66	83,20	2
	<i>Theosodon lydekkeri</i>	105,53		1	156,32		1
	<i>Anisolophus australis</i>	37,82	20,87	3	35,40		1
Proterotheriidae	<i>Anisolophus floweri</i>	82,83		1			
	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	71,51	14,89	9	92,08	22,28	7
	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	35,05	6,51	5	34,79	22,00	2
	<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	29,75		1			
	<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	26,29		1	43,82		1
	<i>Thoatherium minusculum</i>	19,52	4,77	8	27,84	1,09	2
Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium mirabile</i>	7,58	2,55	6	8,21	1,78	2
	<i>Pachyrukhos moyani</i>	1,62	0,16	4	2,64	0,23	2
Interatheriidae	<i>Interatherium excavatum</i>	1,93		1			
	<i>Interatherium extensum</i>	2,00		1			
	<i>Interatherium robustum</i>	1,93	0,34	11	3,10	0,48	10
	<i>Protypotherium attenuatum</i>	3,65	0,44	2	4,72	1,71	2
	<i>Protypotherium australe</i>	5,17	0,75	8	8,22	1,91	4
	<i>Protypotherium praerutilum</i>	3,43	0,42	3	6,82	0,18	2
	<i>Adinotherium corriguenense</i>	55,32		1			
Toxodontidae	<i>Adinotherium ovinum</i>	77,89	31,26	18	133,90		1
	<i>Adinotherium robustum</i>	70,45	18,51	3			
	<i>Nesodon cornutus</i>	470,90		1			
	<i>Nesodonmbricatus</i>	644,78	455,84	15	702,64	245,28	9

Abreviaturas: d.e. – desvío estándar de la media; n – número de especímenes utilizados.

Como puede observarse, las medias difieren entre las dos fuentes de ecuaciones empleadas. En particular, como las ecuaciones de Mendoza *et al.* (2006) están formuladas en un ámbito multivariado y requieren un mayor número de variables morfométricas sobre el mismo espécimen, el número total de especímenes por especie siempre es menor que para el promedio obtenido de las ecuaciones de Janis (1990a). Debe resaltarse además que de las ecuaciones de Janis (1990a) cuatro corresponden a variables craneanas y tres a mandibulares (Tabla III.5 - métodos). En cambio, de las siete aplicadas de Mendoza *et al.* (2006) cinco contemplan únicamente variables mandibulares y solo una de ellas variables craneanas (Tabla III.6 - métodos). Entre éstas últimas se encuentra el largo del proceso paraoccipital (SE; Tabla III.2 - métodos), un elemento rara vez preservado completo en los fósiles. Por este motivo, las ecuaciones bivariadas permitieron una muestra más inclusiva. Para varias especies, en particular las menos abundantes, se presenta el valor obtenido para un solo ejemplar y en algunos casos, como el de *Adinotherium corriguerense*, dicho valor corresponde a una única variable (Largo de la fosa masetéica (SA “MFL”; Tabla III.2 -métodos), véase Apéndice VII). Con excepción de *Astrapotherium magnum*, para el que se obtiene un valor superior para las regresiones simples, y de *Anisolophus australis* y *Hegetotherium mirabile*, para los que los valores son muy similares, para el resto de los ungulados santacruceses considerados se obtienen valores de masa superiores a aquellos estimados mediante las ecuaciones multivariadas (Tabla V.1).

Tamaño del centroide

Las regresiones obtenidas utilizando el logaritmo decimal del tamaño del centroide como variable independiente y la media de la masa corporal resultaron significativas en todos los casos (Tabla V.2). El rango de tamaño para dichas regresiones comprende desde el límite inferior de 1,46 kg, correspondiente a *Heterohyrax brucei* (Hyracoidea), hasta el límite superior de 1.750 kg, representado por *Rhinoceros sondanicus* (Rhinocerotidae, Perissodactyla). Los valores del coeficiente de determinación (R^2) se mantienen para todos los casos en torno de 0,95 y el error medio de predicción comprende valores en torno al 25 %. La relación existente entre ambas variables sigue un patrón de crecimiento isométrico (pendiente $\cong 3$) esperado para una relación entre una variable que crece en forma lineal (tamaño del centroide) y otra que crece al cubo (masa corporal). Las pendientes de los modelos arrojan valores muy similares entre sí, tanto para cráneo como para mandíbula.

Tabla V.2. Resumen de estadísticos descriptivos para las regresiones simples obtenidas al utilizar los logaritmos decimales del tamaño del centroide de *landmarks* 3D (36 craneanos y 14 mandibulares) como variable independiente y la masa corporal como variable dependiente.

Regresión		n	R ²	Ordenada			Pendiente			RE	EP%
				Estimado	Std .Error	t (n-2)	Estimado	Std. Error	t (n-2)		
C R Á N E O	Cr.1 MCO	238 (145 sp)	0,953	-6,506	0,120	-54,116	3,083	0,044	69,775	1,084	25,331
	Media por sexos Qsup			-7,044	0,174	-40,430	3,360	0,065	51,441		
	Qinf			-6,499	0,145	-44,812	3,006	0,056	53,631		
	Cr.2 MCO	155	0,950	-6,539	0,155	-42,128	3,093	0,057	54,153	1,108	24,850
	Media por sp Qsup			-7,125	0,151	-47,145	3,405	0,056	60,978		
	Qinf			-5,218	0,439	-11,886	2,466	0,174	14,147		
	Cr.3 MCO	155	0,950	-6,786	0,160	-42,383	3,186	0,059	53,746	1,044	25,203
	Media especies Qsup			-7,125	0,180	-39,557	3,405	0,059	57,968		
	Ponderado _A Qinf			-5,495	0,417	-13,167	2,586	0,187	13,845		
	Cr.4 MCO	150	0,976	-6,701	0,113	-59,416	3,165	0,041	76,989	1,000	23,945
	Media especies Qsup			-6,926	0,178	-38,888	3,321	0,070	47,143		
	Ponderado _B Qinf			-5,902	0,385	-15,316	2,763	0,129	21,339		
M A N D I B U L A	Md.1 MCO	230 (140 sp)	0,955	-5,665	0,109	-52,174	2,980	0,043	69,391	1,086	25,347
	Media por sexos Qsup			-6,263	0,130	-48,350	3,325	0,059	55,896		
	Qinf			-5,391	0,106	-50,650	2,783	0,045	61,371		
	Md.2 MCO	147	0,956	-5,720	0,135	-42,449	3,000	0,053	56,129	1,093	24,573
	Media por sp Qsup			-6,185	0,103	-60,325	3,288	0,041	81,111		
	Qinf			-5,340	0,124	-42,968	2,760	0,054	51,303		
	Md.3 MCO	147	0,953	-5,926	0,143	-41,525	3,085	0,057	54,134	1,033	24,878
	Media especies Qsup			-6,231	0,106	-58,879	3,304	0,041	81,201		
	Ponderado _A Qinf			-5,340	0,136	-39,304	2,760	0,058	47,766		
	Md.4 MCO	147	0,965	-5,921	0,124	-47,854	3,088	0,049	63,435	1,001	24,913
	Media especies Qsup			-6,316	0,136	-46,277	3,345	0,074	45,057		
	Ponderado _B Qinf			-5,477	0,201	-27,278	2,826	0,082	34,463		

Abreviaturas: MCO - mínimos cuadrados ordinarios; Qsup – cuantil superior (0,99); Qinf – cuantil inferior (0,01). *t*(n-2) valores de la prueba de *t* de Student para los parámetros estimados. Todos los valores *t* resultan significativos al nivel de significación del 0,05 (*p* < 0,00001).

a. Cada especie fue ponderada siguiendo el criterio de De Esteban-Trivigno *et al.*(2008).

b. Cada especie fue ponderada siguiendo el criterio de Mendoza *et al.*(2006).

De las regresiones calculadas para cráneo, sólo para la **Cr.1** y **Cr.4** se debieron eliminar datos fuera de la distribución (*outliers*) dado que el valor de r-student del residuo resultó significativamente mayor a 2 considerando la corrección del valor de p de Bonferroni (ver Tabla V.3). En cambio, no fue necesario eliminar datos para las regresiones de la mandíbula por carecer estas de *outliers* significativos.

Tabla V.3. Datos excluidos de las regresiones indicadas

Regresión	Género	Especie	r.student	p	pbonf
Cr.1	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i> (macho)	3,802	0,00018	0,044
Cr.4	<i>Catagonus</i>	<i>wagneri</i>	5,161	< 0,0001	< 0,001
Cr.4	<i>Antilocapra</i>	<i>americana</i>	4,646	0,00001	0,001
Cr.4	<i>Tayassu</i>	<i>pecari</i>	4,469	0,00002	0,002
Cr.4	<i>Pecari</i>	<i>tajacu</i>	5,435	< 0,0001	< 0,001
Cr.4	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	4,742	< 0,0001	0,001

Abreviaturas: p valor no ajustado, p Bonf. valor de p corregido por el ajuste de Bonferroni. En todos los casos resultan significativamente mayores a 2 (valor umbral de valores atípicos).

Todas las ecuaciones tienen parámetros muy similares (Tabla V.2), lo que indica que las diferencias entre los enfoques son muy sutiles y por lo tanto las estimaciones de masa corporal que de ellas se obtengan también. Dado que los valores de EP% menores corresponden a las ecuaciones **Cr.4** y **Md.4**, se utilizaron éstas para las estimaciones basadas en el tamaño de centroide. Analizando la distribución de los taxones alrededor de la línea de regresión por **MCO** (mínimos cuadrados ordinarios), puede verse que aquellos grupos con cráneos proporcionalmente grandes para su tamaño corporal se ubican por debajo (ej. pecaríes, cerdos, équidos, etc; Figura V.1) En concordancia, tienen mayor tamaño de centroide. Por otro lado, los taxones que poseen cráneos proporcionalmente más chicos se ubican por encima de la línea de regresión (ej. tapires, rinocerontes, saiga, etc), por lo que poseen menor tamaño de centroide.

Las masas estimadas para los 86 especímenes basados en las regresiones contra el tamaño de centroide se listan en el Apéndice VIII. La masa corporal estimada por esta metodología es menor a aquellas obtenidas mediante las ecuaciones basadas en medidas lineales. Adicionalmente se presentan las estimaciones de masa corporal del cuantil superior e inferior, de los cuales resulta más relevante el primero. Este valor refleja la masa corporal máxima estimada para un tamaño de centroide dado.

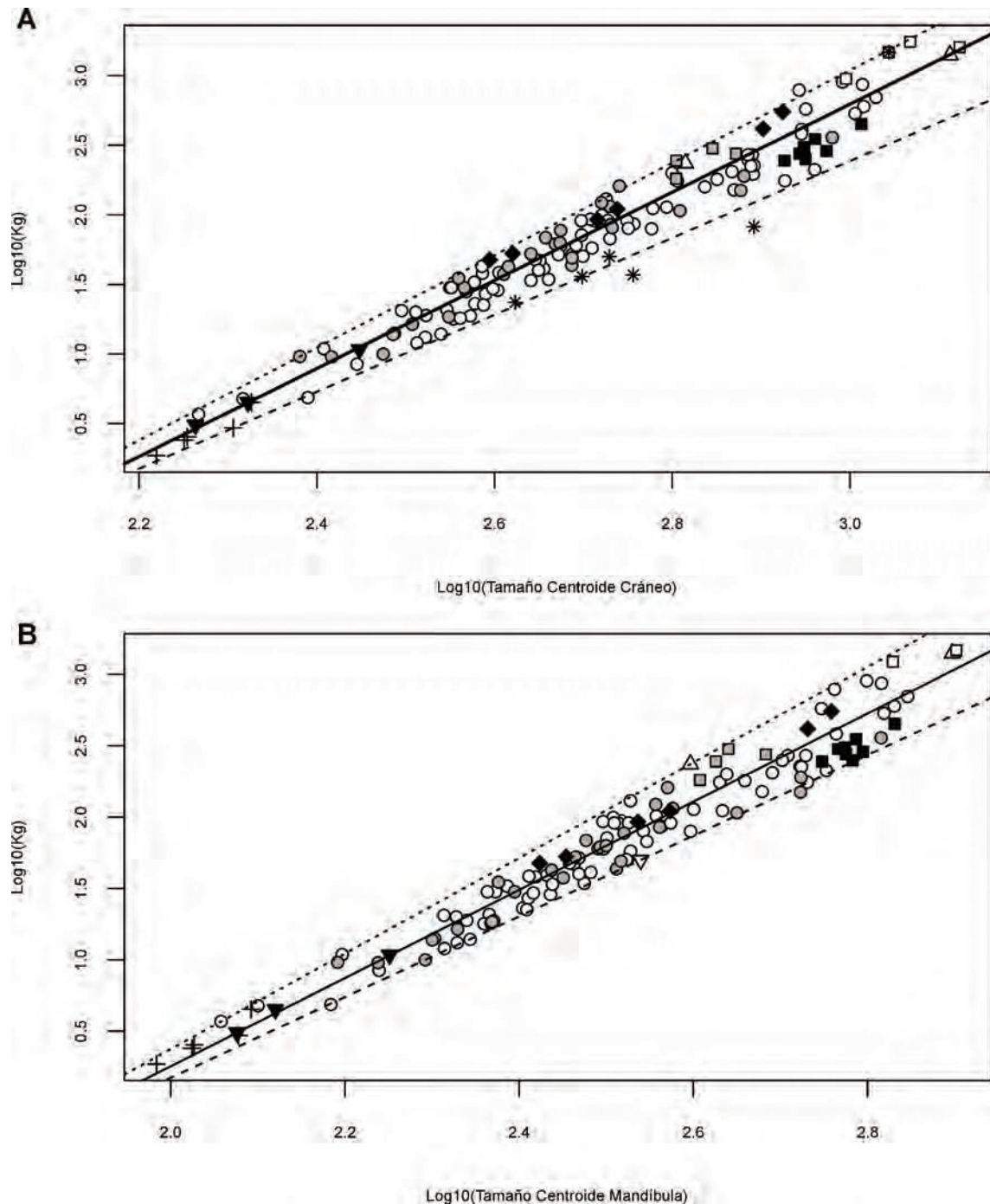


Figura V.1. Regresiones del tamaño de centroide y dispersión de los puntos de **A.** ecuación Cr.4 y **B.** ecuación Md.4. Símbolos: cruz – Hyracoidea; cuadrados – Perissodactyla (negro – Equidae; gris – Tapiridae; blanco – Rhinocerotidae); triángulo blanco – Hippopotamidae; triángulo negro – Suina; triángulo invertido – Tragulidae; triángulo invertido negro – Antilocapridae; rombos negros – Camelidae; círculo – Bovidae; discos grises – Cervidae; línea continua – recta de regresión por mínimos cuadrados ordinarios (MCO); línea discontinua - regresión noparamétrica del cuantil inferior; línea de puntos – regresión noparamétrica del cuantil superior; asteriscos – outliers.

Resulta evidente que si se trata de un taxón cuyo cráneo es proporcionalmente grande, se obtiene un estimador exagerado por encima del valor normal, sin embargo para grupos con cráneos proporcionalmente chicos se obtiene un estimador más fiable del tamaño máximo alcanzado. Aún así es poco probable que el taxón problema alcance un tamaño superior al dado por el estimador.

Las medias para los especímenes identificados a nivel específico se detallan en la Tabla V.4. En esta aproximación los estimadores de masa corporal de cráneo y mandíbula son muy similares, dando diferencias notables para *Astrapotherium magnum* y *Nesodon imbricatus* donde la masa obtenida a partir de la mandíbula es menor que la obtenida a partir del cráneo para el primero y mayor para el segundo.

Tabla V.4. Media de las estimaciones de masa corporal obtenidas por las ecuaciones basadas en el tamaño de centroide.

Orden	Familia	Especie	Cráneo			Mandíbula		
			Media \pm d.e.	Máx	n	Media \pm d.e.	Máx	n
	Astrapotheria Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium magnum</i>	704,08 \pm 260,18	1.241,98	2	656,13 \pm 213,75	1.416,22	3
L I T O P T E R N A	Macrauchenidae	<i>Theosodon garretorum</i>				113,09	210,14	1
		<i>Anisolophus australis</i>				13,13	20,40	1
	Protherotheriidae	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	47,49 \pm 1,19	73,23	4	56,08 \pm 1,54	98,31	2
		<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	27,08 \pm 0,59	40,61	2			
		<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	19,33	28,52	1			
		<i>Thoatherium minusculum</i>	19,79	29,23	1	15,16	23,83	1
N O T O U N G U L A T A	Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium mirabile</i>	4,67 \pm 0,70	6,42	3			
		<i>Pachyrukhos moyani</i>	1,56	2,04	1			
	Interatheriidae	<i>Interatherium excavatum</i>	1,40	1,82	1			
		<i>Interatherium extensum</i>	1,33	1,72	1			
		<i>Interatherium robustum</i>	1,81 \pm 0,43	2,37	5	1,62 \pm 0,36	2,12	6
		<i>Protypotherium attenuatum</i>	1,93	2,54	1	1,84	2,43	1
		<i>Protypotherium australe</i>	3,63 \pm 0,36	4,93	5	3,82	5,35	1
		<i>Protypotherium praerutilum</i>	2,38 \pm 0,10	3,16	3			
	Toxodontidae	<i>Adinotherium ovinum</i>	58,40 \pm 11,67	91,07	9			
		<i>Adinotherium robustum</i>	82,06 \pm 6,46	130,00	2			
		<i>Nesodon imbricatus</i>	320,25 \pm 38,34	542,59	3	429,67 \pm 88,13	893,72	7

Abreviaturas: d.e. – desvío estándar; n – número de especímenes sobre el que se calculó la media;
Máx – tamaño corporal máximo calculado a partir de la regresión del cuantil superior.

V.2. ALOMETRÍA ONTOGENÉTICA

En la muestra analizada de *Adinotherium* siete especímenes muestran dentición decidua, mientras que 12 poseen la dentición permanente completa (Tabla V.5). El espécimen más pequeño de *Adinotherium* es un juvenil de 147,9 mm en el largo total del cráneo (AMNH 9276) con cuatro premolares deciduos y con el primer molar emergiendo. El espécimen más grande es un adulto de 255,2 mm (MPM-PV 3476), con la dentición permanente mayormente rota, siendo un espécimen un poco más pequeño 232,7 mm (AMNH 9571) el que posee la dentición con un avanzado grado de desgaste.

Tres de los 11 especímenes de *Nesodon* muestran dentición decidua, mientras que ocho poseen la dentición permanente completa (Tabla V.6). El espécimen más pequeño de *Nesodon* es un juvenil de 214,931 mm en el largo total del cráneo (YPM-PU 15354) con cuatro premolares deciduos y con el primer molar emergiendo. El espécimen más grande es un adulto de 462,245 mm (AMNH 9128), con la dentición permante completa.

De las regresiones realizadas 15 resultaron significativas tanto para *Adinotherium* como para *Nesodon*. La única excepción es la que involucra la constricción postorbital (POC; variable sombrada en las Tablas V.7 y V.8).

Las regresiones de *Adinotherium* muestran altos valores del coeficiente de correlación (R^2) en la mayoría de las variables. El ancho de la caja craneana (BCB) posee el valor más bajo en aproximadamente 0,58; el resto de las variables muestran valores relativamente mayores en un rango de 0,74 a 0,93. Las tendencias alométricas obtenidas fueron las mismas para ambos modelos de regresión (MA y SMA). Ocho de las 15 variables evaluadas produjeron isometría: alto y ancho del hocico (MZH, MZW), altura occipital (OCH), altura y largo de la órbita (ORH, ORL) ancho interorbitario mínimo (LIB), largo de la fosa masetérica (MFL) y ancho de la caja craneana (BCB). En contraste, las pendientes obtenidas para el ancho bicigomatico (BZB), el ancho y largo del paladar (PAB, PAL), el largo de la cresta sagital (SCL), el largo del hocico (MZL), el largo de la sutura nasal (NSL) y el largo de la serie dentaria poscanina (UPL) muestran tendencias alométricas positivas. Ninguna de las variables consideradas muestra una tendencia alométrica negativa (Tabla V.7).

Tabla V.5. Material de *Adinotherium* analizado identificado por edad y estado de desgaste dentario.

Catalogo	Especie		I1	I2	I3	C1	P1	P2	P3	P4	M1	M2	M3	Edad	LTC
AMNH 9276	<i>A. cf. ovinum</i>	Iz	x	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]			Juvenil	147,864
		Dr	x	D ₋	x	x	R	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]				
MPM-PV 3541	<i>A. ovinum</i>	Iz	D [^]	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]			Juvenil	172,739
		Dr	D [^]	R	R	R	R	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]				
YPM-PU 15114	<i>A. ovinum</i>	Iz	D ₋	D ₋	D [^]	D [^]	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P ₋	P [^]		Juvenil	187,413
		Dr	D ₋	D ₋	D [^]	D [^]	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P ₋	P [^]			
YPM-PU15986	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	x	D [^]	D [^]	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]			Juvenil	194,365
		Dr	x	x	D [^]	D [^]	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]				
MPM-PV 3675	<i>A. ovinum</i>	Iz	R	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]			Juvenil	195,020
		Dr	R	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P [^]				
MPM-PV 3666	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	x	x	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P ₋	P [^]		Juvenil	205,319
		Dr	x	x	R	x	D ₋	D ₋	D ₋	D ₋	P ₋	P [^]			
YPM-PU 56890	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	P [^]	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P [^]	Subadulto	216,239
		Dr	x	P [^]	x	P [^]	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	R	R		
MPM-PV 3543	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	222,789
		Dr	x	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
YPM-PU 15983	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	R	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	226,983
		Dr	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	x	x		
MPM-PV 3532	<i>A. ovinum</i>	Iz	R	R	x	P ₋	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	227,192
		Dr	R	R	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
AMNH 9171	<i>A. cf. ovinum</i>	Iz	x	R	P ₋	P	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	227,413
		Dr	x	x	R	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	x		
AMNH 9571	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	P ₋	R	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Senil	232,697
		Dr	x	P ₋	R	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
YPM-PU 15382	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	P ₋	x	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	233,960
		Dr	x	P ₋	C	x	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MACN-A 926	<i>A. ovinum</i>	Iz	P ₋	P [^]	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	234,989
		Dr	P ₋	P [^]	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MPM-PV 3667	<i>A. ovinum</i>	Iz	P ₋	P ₋	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	235,197
		Dr	P ₋	R	R	x	R	P ₋	P ₋	P ₋	R	R	R		
AMNH 9140	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	P ₋	P [^]	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	235,294
		Dr	P [^]	P ₋	P [^]	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MLP 12-5	<i>A. ovinum</i>	Iz	P ₋	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	236,116
		Dr	P ₋	x	C	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MPM-PV 3668	<i>A. ovinum</i>	Iz	P ₋	P [^]	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	238,113
		Dr	P ₋	P [^]	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
YPM-PU 15118	<i>A. ovinum</i>	Iz	P ₋	P ₋	P [^]	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	239,380
		Dr	P ₋	P ₋	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MACN-A 5352	<i>A. ovinum</i>	Iz	P ₋	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	246,179
		Dr	P ₋	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MPM-PV 3535	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	P ₋	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	249,363
		Dr	x	x	x	x	x	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MPM-PV 3476	<i>A. ovinum</i>	Iz	x	x	x	x	x	R	R	P ₋	R	R	R	Adulto	255,169
		Dr	x	R	x	x	R	R	R	R	R	R	R		
AMNH 9532	<i>A. robustum</i>	Iz	x	x	P [^]	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	249,537
		Dr	P [^]	R	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
AMNH 9497	<i>A. robustum</i>	Iz	P ₋	P ₋	x	P ₋	C	C	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Senil	252,557
		Dr	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	C	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MLP 84-III-9-10	<i>A. sp.</i>	Iz	x	R	x	x	x	P ₋	P ₋	P [^]	P ₋	P ₋	P [^]	Subadulto	222,043
		Dr	x	R	D ₋	D ₋	P [^]	P ₋	P ₋	P [^]	P ₋	P ₋	P [^]		
MACN-SC 4355	<i>A. sp.</i>	Iz	x	P ₋	P ₋	x	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	242,418
		Dr	x	P ₋	R	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		
MACN-A 5346	<i>A. sp.</i>	Iz	P ₋	P ₋	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	Adulto	267,726
		Dr	P ₋	P ₋	P [^]	P [^]	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋	P ₋		

Abreviaturas: **x** – ausente; **R** – roto; **D** – deciduo; **P** – permanente; **C** – caído en vida; [^] sin desgaste; — desgastado, con fosetas; _ desgastado, sin fosetas

Tabla V.6. Material de *Nesodon* analizado identificado por edad y estado de desgaste dentario.

Catalogo	Especie	I1	I2	I3	C1	P1	P2	P3	P4	M1	M2	M3	Edad	LTC
YPM-PU 15354	<i>N. imbricatus</i>	Iz D*	D*	D*	D*	D*	D*	D*	D*	P^			Juvenil	214,931
		Dr D-	D^	D^	D^	D^	D-	D-	D^	P^				
YPM-PU 15001	<i>N. imbricatus</i>	Iz x	R	D^	D^	D^							Juvenil	252,146
		Dr x	D_	x	D^	R	R	D-	D-	P^				
MPM-PV 3669	<i>N. imbricatus</i>	Iz P^	D-	x	D_	x	D-	D-	D-	P-	P^		Juvenil	310,280
		Dr D-	D-	x	x	x	D-	D-	D-	P-	P^			
YPM-PU 15135	<i>N. imbricatus</i>	Iz x	P^	x	x	P-	P^	P^	P^	P-	P-	P^	Subadulto	369,780
		Dr x	P^	x	x	P-	x	P^	P^	P-	R	R		
YPM-PU 15256	<i>N. imbricatus</i>	Iz P-	P-	P-	P-	P_	P-	P-	P-	P-	P-	P-	Adulto	421,872
		Dr P-	P-	P^	P-	P_	P-	P-	P-	P-	P-	P-		
YPM-PU 15000	<i>N. imbricatus</i>	Iz P-	P-	P^	P^	P_	P-	P-	P-	P-	P-	P-	Adulto	421,898
		Dr P-	P-	P^	P^	P_	P-	P-	P-	P-	P-	P-		
MACN-A 5305	<i>N. imbricatus</i>	Iz P-	P-	x	x	P_	P-	P-	P-	P-	P-	P-	Adulto	421,914
		Dr P-	x	x	x	x	P-	P-	P-	P-	P-	P-		
YPM-PU 15252	<i>N. imbricatus</i>	Iz R											Adulto	425,392
		Dr R	P^	P^	P^	P^	P^	P^	P^	P-	P-	P-		
YPM-PU 15141	<i>N. imbricatus</i>	Iz x	P-	P-	P-	P_	P_	P-	P-	P-	P-	P-	Adulto	445,828
		Dr x	P-	P-	P-	C	C	P-	P-	P-	P-	P-		
YPM-PU 15336	<i>N. imbricatus</i>	Iz X	P_	R	R	x	P_	P-	P-	P-	P-	P-	Adulto	450,180
		Dr P_	P_	x	C	R	P_	P-	P-	P-	P-	P-		
AMNH 9128	<i>N. imbricatus</i>	Iz x	P_	C	P_	P_	P-	C	C	P_	P-	P-	senil	462,245
		Dr x	x	x	x	P_	P-	P-	P-	P_	P-	P-		
YPM-PU 16012	<i>N. cornutus</i>	Iz x	x	x	x	R	R	R	R	R	R	R	Adulto	383,524
		Dr x	x	x	x	R	R	R	R	R	R	R		

Abreviaturas: **x** – ausente; **R** – roto; **D** - deciduo; **P** – permanente; **C** - caído en vida; **^** sin desgaste; **—** desgastado, con foseas; **_** desgastado, sin foseas; * coronas cubiertas por sedimento.

A pesar del bajo número de especímenes que pudieron incluirse de *Nesodon*, la serie ontogenética examinada permite detectar tendencias alométricas de las variables consideradas. De la misma manera que lo obtenido para *Adinotherium*, las tendencias alométricas obtenidas por ambos métodos de regresión (MA y SMA) son similares entre sí. Los valores de los coeficientes de correlación obtenidos para las regresiones calculadas fueron en general más altos que para *Adinotherium*, por ejemplo para el largo del hocico (MZL) o el largo del paladar (PAL) se alcanzó el valor de 0,99 (Tabla V.8) contra 0,93 para las mismas variables en *Adinotherium* (Tabla V.7). Las tendencias alométricas de las regresiones obtenidas para *Nesodon* son notablemente diferentes que las de *Adinotherium*. De las 15 variables con regresión significativa, las pendientes para ocho variables (OCH, ORH, MZW, LIB, PAB, SCL, MFL, UPL), resultaron significativamente no diferentes del valor teórico esperado de uno (1), siguiendo una tendencia isométrica (Tabla V.8). Cuatro de las variables mencionadas (MZW, OCH, LIB, MFL) siguen la misma tendencia que en *Adinotherium*. De las variables que no siguen una tendencia isométrica, siete resultaron diferentes de uno (1). De ellas, cuatro (MZH, MZL, NSL, PAL) produjeron una pendiente significativamente mayor a

uno (1), siguiendo una tendencia alométrica positiva. Las pendientes de las tres variables restantes (BZB, BCB, ORL) resultaron significativamente menores a uno (1), siguiendo una tendencia alométrica negativa (Tabla V.8).

Tabla V.7 Resultados de la regresión para *Adinotherium ovinum*

Variable	n	R ²	F _(1, n-2)	Major Axis				Standardized Major Axis				F _{iso(1, n-2)} ^c
				log(bo) _{MA}	t _(n-2) ^b	b _{1-MA}	Trend	log(bo) _{SMA}	t _(n-2) ^b	b _{1-SMA}	Trend	
MZH	16	0,882	104,373	-0,583	-2,509 *	1,014	iso	-0,581	-2,664 *	1,013	iso	0,020
OCH	8	0,734	16,520	-0,447	-0,772	1,005	iso	0,445	-0,898	1,004	iso	<0,001
ORH	17	0,732	40,958	-0,269	-0,924	0,800	iso	-0,330	-1,280	0,826	iso	2,081
BZB	16	0,865	89,615	-0,927	-2,835 *	1,327	+	-0,868	-2,909 *	1,302	+	7,376
BCB	19	0,589	24,410	0,090	0,255	0,746	iso	-0,030	-0,105	0,798	iso	2,156
MZW	22	0,780	71,001	-0,636	-2,360 *	0,970	iso	-0,644	-2,696 *	0,974	iso	0,065
LIB	16	0,778	48,956	-0,372	-1,209	0,924	iso	-0,392	-1,432	0,932	iso	0,309
PAB	19	0,869	112,739	-0,992	-3,672 **	1,226	+	-0,953	-3,837 **	1,209	+	4,737
POC	20	0,094	1,869 ^a	-2,662	-0,860	1,812		-1,259	-1,982	1,212		
SCL	16	0,742	40,293	-1,520	-2,874 *	1,433	+	-1,362	-3,137 *	1,366	+	5,442
MZL	23	0,935	300,078	-0,730	-4,550 **	1,187	+	-0,715	-4,632 **	1,180	+	8,920
MFL	19	0,871	114,519	-0,904	-3,457 **	1,197	iso	-0,871	-3,611 **	1,183	iso	3,747
NSL	17	0,927	189,336	-1,236	-5,325 **	1,366	+	-1,200	-5,432 **	1,351	+	19,038
ORL	19	0,755	52,483	-0,501	-1,775	0,875	iso	-0,537	-2,151 *	0,890	iso	0,944
PAL	21	0,934	267,757	-0,690	-3,994 **	1,207	+	-0,672	-4,053 **	1,200	+	9,631
UPL	23	0,909	210,933	-1,118	-5,348 **	1,297	+	-1,083	-5,493 **	1,282	+	14,604

a Prueba de *F* de los coeficientes de las pendientes (*b*₁) no significativo (*p* > 0,05) variable POC (sombreada), las pruebas restantes resultaron significativas (*p* < 0,0001) excepto para OCH (*p* < 0,007).

b pruebas de *t* de *student* para la ordenada al origen (*b*₀). Los asteriscos indican diferencias significativas (* *p* < 0,05; ** *p* < 0,005).

c valores iguales del estadístico *F* para las pruebas de isometría de las pendientes de ambos métodos (MA y SMA).

Abreviaturas: (iso) isométrica cuando la prueba *F*_{iso} no difiere significativamente de uno; (+) alometría positiva, *F*_{iso} prueba significativamente diferente de uno. Nombre de las variables Figura III.5.

El siguiente paso fue comparar las pendientes obtenidas para ambos taxones mediante el cociente de verosimilitud (Warton y Weber 2002). Los resultados indican que de las 15 variables evaluadas más de un tercio (11) no difieren significativamente (Tabla V.9), lo cual lleva a postular una pendiente común para ambos taxones. Las cuatro variables cuyas pendientes difieren significativamente son el alto del hocico (MZH), ancho bicigomático (BZB), el ancho del paladar (PAB) y el largo de la cresta sagital (SCL). Sólo para (MZH) *Nesodon* muestra una pendiente mayor que *Adinotherium*, mientras que para el resto las pendientes son mayores para este último género (Tabla V.9). El análisis gráfico conduce a los

mismos resultados. Como puede verse en la Figura V.2, para la variable SCL las dos rectas parten muy cerca una de la otra cerca del origen y crecen de forma divergente, en cambio la diferencia entre pendientes para MZH, BZB y PAB se manifiesta por el cruce de las dos rectas.

Tabla V.8. Resultados de la regresión para *Nesodon imbricatus*

Variable	n	R ²	F _(1, n-2)	Major Axis				Standardized Major Axis				F _{iso(1, n-2)} ^c
				log(<i>b</i> ₀) _{MA}	<i>t</i> _(n-2) ^b	<i>b</i> _{1-MA}	Trend	log(<i>b</i> ₀) _{SMA}	<i>t</i> _(n-2) ^b	<i>b</i> _{1-SMA}	Trend	
MZH	8	0.963	157.246	-1.408	-5.201 **	1.332	+	-1.390	-5.260 **	1.325	+	13.288
OCH	6	0.977	171.697	-0.243	-1.392	0.909	iso	-0.246	-1.421	0.910	iso	1.568
ORH	9	0.944	118.778	-0.669	-2.963 *	0.965	iso	-0.672	-3.057 *	0.966	iso	0.154
BZB	7	0.981	259.347	0.396	3.348 *	0.752	-	0.391	3.329 *	0.754	-	21.570
BCB	7	0.954	103.662	0.536	3.900 *	0.553	-	0.519	3.815 *	0.560	-	40.790
MZW	9	0.938	106.670	-0.437	-2.039	0.865	iso	-0.447	-2.143	0.869	iso	2.250
LIB	8	0.885	46.069	-0.305	-0.910	0.893	iso	-0.320	-1.009	0.899	iso	0.596
PAB	8	0.947	107.626	-0.159	-0.745	0.861	iso	-0.168	-0.804	0.865	iso	2.410
POC	8	0.433	4.589 ^a	0.921	2.329	0.333		0.617	1.744	0.452		
SCL	7	0.949	92.292	-0.066	-0.322	0.778	iso	-0.079	-0.391	0.783	iso	5.948
MZL	10	0.992	951.658	-0.604	-6.458 **	1.125	+	-0.602	-6.473 **	1.124	+	13.236
MFL	10	0.904	75.760	-0.895	-2.632 *	1.155	iso	-0.874	-2.722 *	1.147	iso	1.587
NSL	10	0.963	210.289	-0.957	-4.454 **	1.215	+	-0.946	-4.501 **	1.211	+	8.105
ORL	10	0.883	60.384	0.010	0.044	0.675	-	-0.030	-0.139	0.690	-	9.828
PAL	10	0.992	941.127	-0.400	-4.415 **	1.084	+	-0.399	-4.424 **	1.083	+	6.081
UPL	11	0.961	224.592	-0.638	-3.380 *	1.099	iso	-0.632	-3.426 *	1.097	iso	2.015

a Prueba de *F* de los coeficientes de las pendientes (*b*₁) no significativo (*p* > 0,05) variable POC (sombreada), las pruebas restantes resultaron significativas (*p* < 0,0001).

b pruebas de *t* de *student* para la ordenada al origen (*b*₀). Los asteriscos indican diferencias significativas (* *p* < 0,05; ** *p* < 0,005).

c valores iguales del estadístico *F* para las pruebas de isometría de las pendientes de ambos métodos (MA y SMA).

Abreviaturas: (iso) isométrica cuando la prueba *F*_{iso} no difiere significativamente de uno; (+) alometría positiva, *F*_{iso} prueba significativamente diferente de uno. Nombre de las variables Figura III.5.

De las once variables que comparten una pendiente en común, siete de ellas (OCH, ORH, BCB, LIB, ORL, PAL, UPL) muestran que las ordenadas al origen de ambos taxones son muy similares (Tabla V.9). Gráficamente esto lleva a que ambas rectas de regresión estén muy próximas entre sí, tornándose casi indistinguibles una de la otra en algunos casos se (Figura V.2). En las cuatro variables restantes (MZW, MZL, MFL, NSL) las ordenadas al origen resultan significativamente diferentes, siendo en todos los casos mayor para *Adinotherium* que para *Nesodon* (Tabla V.9). El mismo patrón puede observarse gráficamente

pues las rectas en la Figura V.2 no se cruzan y la recta de trazo continuo de *Adinotherium* está por encima de la de trazo de puntos de *Nesodon*.

Tabla V.9. Pruebas de igualdad entre pendientes y entre ordenadas al origen.

Variable	Pendiente común			Ordenada al origen		
	Lr_b1	p_b1	b_{1com}	$W(\log_b0)$	$p(\log_b0)$	$\log(b0)_{com}$
MZH	4.196	0.041	Ne > Ad			
OCH	0.174	0.677	0.919	1.471	0.225	-0.122
ORH	0.897	0.344	0.924	0.103	0.748	-0.513
BZB	12.519	<0.001	Ad > Ne			
BCB *	3.392	0.065	0.609	0.320	0.572	0.538
MZW	0.619	0.431	0.911	8.581	0.003	Ad > Ne
LIB	0.037	0.848	0.916	0.108	0.743	-0.279
PAB	5.308	0.021	Ad > Ne			
SCL	8.164	0.004	Ad > Ne			
MZL	0.550	0.458	1.137	6.182	0.013	Ad > Ne
MFL *	0.046	0.830	1.168	15.020	<0.001	Ad > Ne
NSL	1.169	0.280	1.274	22.780	<0.001	Ad > Ne
ORL *	2.041	0.153	0.782	1.707	0.191	-0.395
PAL	2.146	0.143	1.106	0.349	0.555	-0.419
UPL *	2.579	0.108	1.184	0.050	0.823	-0.846

Abreviaturas: $b1com$ – pendiente común por el método eje mayor estandarizado (SMA); $\log(b0)com$ – ordenada al origen común por el método de eje mayor estandarizado (SMA); Lr – relación de verosimilitud (Likelihood ratio; Warton *et al.* 2006); W - estadístico de Wald (Warton *et al.* 2006). Nombre de las variables Figura III.5.

Los especímenes de *Adinotherium robustus* y *Adinotherium* sp. graficados junto a las tendencias alométricas de *A. ovinum* se ubican ya sea sobre la recta de regresión o dentro del rango de valores observados en este último. Solamente para el ancho de la caja craneana (BCB) uno solo de los dos especímenes de *A. robustus* y un *Adinotherium* sp. se ubican por encima de la recta de regresión. Esto significa que los especímenes mencionados tienen para un mismo largo total del cráneo, un BCB proporcionalmente mayor que los especímenes de *A. ovinum*.

Si bien no se dispone de todas las variables incorporadas en este análisis para el único ejemplar de *Nesodon cornutus*, salvo para la longitud de la sutura nasal (NSL), en todas las gráficas analizadas se ubica en el rango de valores observados para los especímenes de *Nesodon imbricatus*. Para la variable NSL, es único espécimen de *N. cornutus* se ubica por

encima de la recta de *N. imbricatus* coincidiendo sobre la proyección de la tendencia alométrica de *Adinotherium ovinum*.

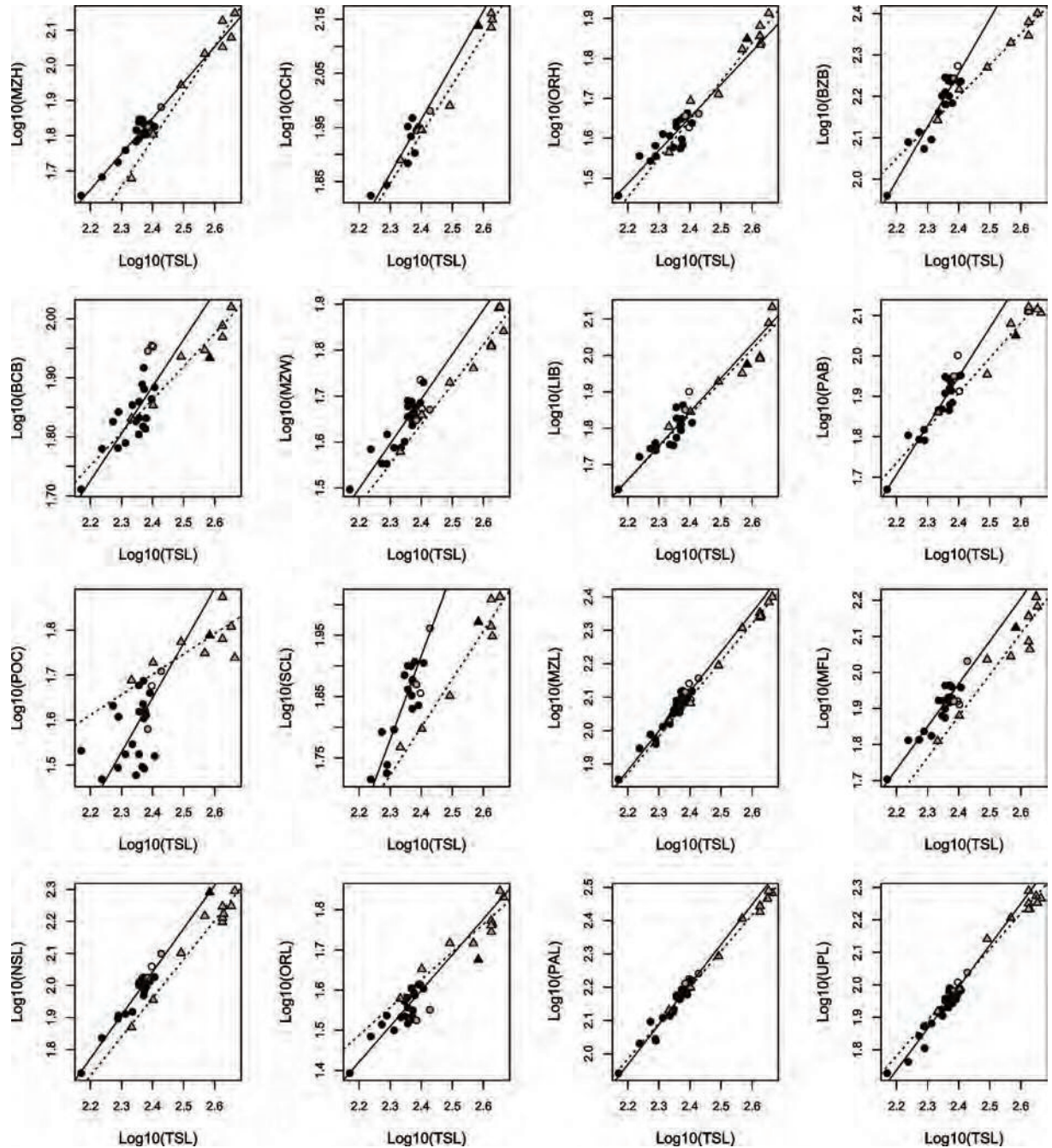


Figura V.2. Gráficas cartesianas doble logarítmicas de cada una de las variables evaluadas sobre el eje y contra el largo total del cráneo en el eje x. Símbolos: discos negros – *Adinotherium ovinum*; discos grises – *A. robustum*; círculo blanco – *A. sp.*; línea continua – recta de regresión por SMA para *A. ovinum*; triángulos grises – *Nesodon imbricatus*; triángulos negros – *N. cornutus* línea de puntos – recta de regresión por SMA para *N. imbricatus*.

V.3. ECOMORFOLOGÍA

V.3.1. ECOMORFOLOGÍA UTILIZANDO TÉCNICAS DE APRENDIZAJE COMPUTACIONAL

Inferencias sobre preferencias de hábitat

Del conjunto de variables de la mandíbula que pueden ser utilizadas en lugar del largo del diastema (JLB) para discriminar la preferencia de hábitat, el largo relativo de la mandíbula (JAW) resultó ser la mejor variable para caracterizar las especies que forrajea en hábitats abiertos o mixtos. De la misma manera que para JLB, el índice de hipsodoncia (IH), que permite distinguir las especies de ambientes abiertos de las de ambientes mixtos, se incrementa con JAW (Figura V.3). La función discriminante que junto a IH permite la caracterización de preferencia de hábitat de los ungulados actuales, se utilizó para definir un nuevo índice denominado índice de preferencia de hábitat (IPH). Este índice resulta del cociente del índice de hipsodoncia dividido por la función lineal que representa el IH dependiente de JAW esperado sobre el “umbral” que separa las especies de ambientes mixtos de las especies de ambientes abiertos.

$$IPH = IH / 1,4 JAW - 2,4$$

Si IH es mayor al esperado por el umbral IPH será mayor que 1, indicando especies de ambientes abiertos; en cambio, si IH es menor al esperado por el umbral IPH será menor que uno (< 1) indicando especies de ambientes mixtos o cerrados.

Al igual que en el trabajo de Mendoza y Palmqvist (2008), aquellos ungulados que habitan ambientes cerrados poseen valores de IH menores a 2, y IPH menor a 1 (Figura V.3). Las especies que habitan en ambientes mixtos tienen valores de IH entre 2 y 4 y valores de IPH menores a 1 (Figura V.3). En cambio, las especies de ambientes abiertos poseen IH mayor a 2 y IPH mayor a 1. Hay muy pocas excepciones para la cual especies que habitan en ambientes abiertos poseen IPH apenas por debajo de 1 (véase Cap. VI. Discusión).

De los ungulados santacrucenses, todos los notoungulados se ubican en la región del morfoespacio ocupada por los ungulados actuales de ambientes abiertos, mientras que los Litopterna y astrapotéridos comparten el morfoespacio con los ungulados de ambientes cerrados.

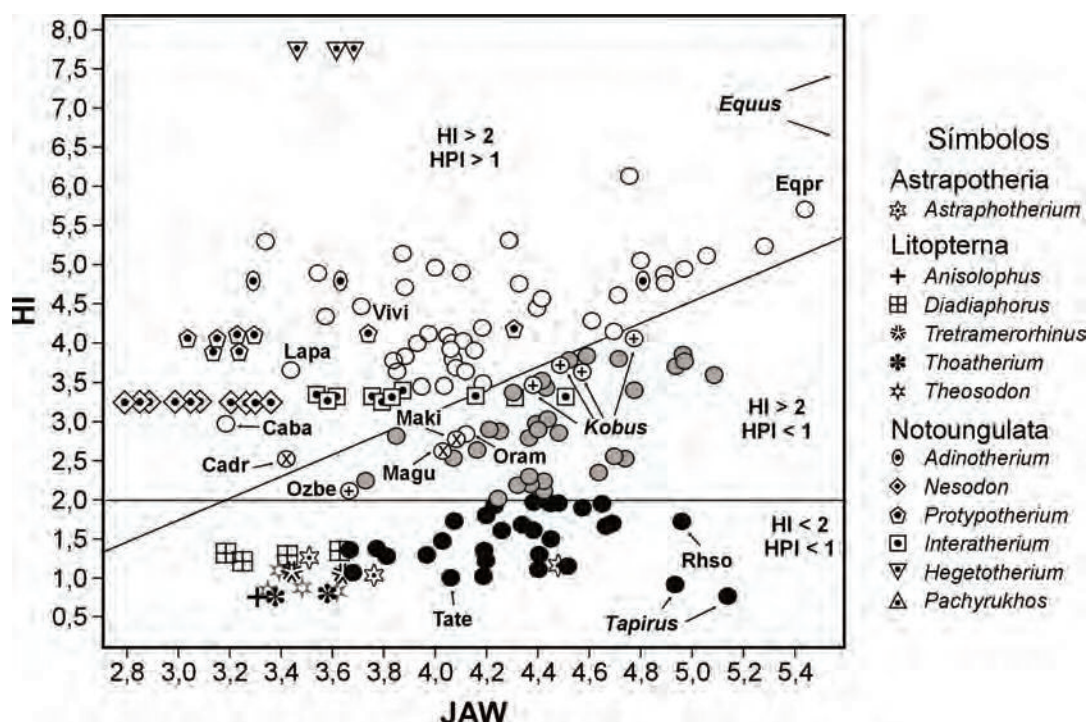


Figura V.3. Distribución de 119 ungulados actuales y los ungulados santacrucenses en el morfoespacio definido por el índice de hipsodoncia (IH) y el largo relativo de la mandíbula (JAW), el cual permite la caracterización de las especies de ambientes cerrados (**discos negros**), ambientes mixtos (**discos grises**) y ambientes abiertos (**círculos blancos**); ungulados actuales: *Camelus bactrianus* (**Caba**), *Camelus dromedarius* (**Cadr**), *Lama pacos* (**Lapa**), *Lama guanicoe* (**Lagu**), *Vicugna vicugna* (**Vivi**), *Oreamnos americanus* (**Oram**); especies asociadas a cuerpos de agua (**símbolos con una equis**): *Ozotoceros bezoarticus* (**Ozbe**), y cuatro especies del género *Kobus*; ramoneadores de ambientes abiertos (**símbolos con una cruz**); *Madoqua guentheri* (**Magu**), *Madoqua kirkii* (**Maki**).

Entre los tipoterios, los especímenes de *Protypotherium* poseen un valor de IH ~ 4 (Tabla V.10) pero se ubican en la región izquierda del morfoespacio definido por JAW y IH, cerca de los camélidos (Figura V.3) y dos de ellos poseen una combinación de JAW y IH similar a la de los ungulados actuales. Los especímenes de *Interatherium* presentan valores intermedios de hipsodoncia (IH ~ 3,3; Tabla V.10) y un amplio rango de longitud relativa de sus mandíbulas, lo cual se traduce en un amplio rango de valores de IPH (0,8 a 1,3). La mayoría de ellos poseen una combinación de JAW e IH similar a los ungulados actuales de ambientes abiertos tanto como mixtos. Sólo tres especímenes de *Interatherium* presentan una combinación de IH y JAW característica de ungulados que habitan en ambientes mixtos (ver Cap. VI. Discusión). Los tipoterios más hipsodóntes fueron los tres especímenes de *Hegetotherium* (IH ~ 7,8; Tabla V.10), con valores comparables al de *Equus asinus* (IH ~ 8,7). Sus IPH también son elevados (2,9 y 3,2), mayores al umbral que separan a las especies de ambientes abiertos de aquellas de ambientes mixtos. La combinación de JAW y IH

presente en estos dos especímenes no se observa en ningún ungulado actual, de modo que ocupan una región exclusiva del morfoespacio en la parte superior izquierda (Figura V.3).

Entre los toxodóntidos, los especímenes de *Adinotherium* son los más hipsodontes (IH ~ 4 ; Tabla V.10) y en ellos el largo relativo de la mandíbula es variable lo que conlleva a un rango amplio de IPH (1,1; 1,8 y 2,2). Sin embargo todos presentan una combinación de JAW e IH similar a los ungulados de ambientes abiertos. Los especímenes de *Nesodon* muestran valores de IH de aproximadamente 3.2 (Tabla V.10) y el rango de IPH va desde 1,5 a 2,2, parámetros similares a las especies de ungulados actuales que habitan en ambientes abiertos. Si bien se ubican en la región inferior izquierda del morfoespacio definido para los ungulados de ambientes abiertos, se encuentran alejados del resto de los ungulados actuales, estando cerca únicamente de los camélidos.

En los Litopterna si bien poseen valores de IH en el rango de los actuales, el largo relativo de la mandíbula (JAW) es más corto, ubicándolos inmediatamente a la izquierda de los suiformes, los que apenas se separan del conjunto de ungulados de ambientes cerrados (Figura V.3). Entre los proterotéridos los especímenes de *Thoatherium* poseen los valores más bajos de IH ($\sim 0,78$; Tabla V.10), al igual que el tapir de la india *Tapirus indicus* (IH = 0,76). También muestran los valores más bajos y el rango más estrecho de IPH (0,31-0,35). Por el contrario, los especímenes de *Diadiaphorus* presentan valores más altos de IH ($\sim 1,33$; Tabla V.10) y de IPH, siendo los más altos entre los Litopterna considerados (0,5 a 0,65). Los ejemplares de *Tetramerorhinus* y *Anisolophus* poseen valores de IH (~ 1 ; Tabla V.10) y de IPH (0,37 a 0,49) intermedios con respecto a los restantes proterotéridos.

Los macrauquénidos del género *Theosodon* poseen valor de IH medio de $\sim 0,93$ (Tabla V.10) cuyo rango de hipsodoncia abarca desde los valores más bajos de IH ($\sim 0,85$) para *T. gracilis* y el más alto para *T. garretorum* ($\sim 1,2$), con valores intermedios para *T. lydekkeri* (0,85-0,91). Los valores de IPH más altos ($\sim 0,5$) los presentan *T. garretorum* y los valores más bajos ($\sim 0,36$) las dos especies restantes.

Los ejemplares de *Astrapotherium* tienen IH medio de $\sim 1,2$ (Tabla V.10) y un rango entre 1,1 y 1,3, pero con mayor variación en el largo relativo de la mandíbula, lo cual conlleva un amplio rango de IPH (0,34-0,51). Sin embargo, los tres especímenes poseen valores de IPH y una combinación de IH y JAW, similar a la de los ungulados de ambientes cerrados.

Inferencias sobre comportamiento alimentario

De acuerdo a los resultados de la sección anterior, para realizar los análisis de comportamiento alimentario todos los notoungulados santacrucenses fueron tratados como

especímenes de ambientes abiertos o mixtos. Las especies de dichos hábitats pueden clasificarse como pastadores, intermedios o ramoneadores (Figura III.7).

El árbol de clasificación mostrado en la Figura V.4 permite asociar el ancho relativo del hocico (MZW) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC) con la discriminación de los ungulados que se alimentan principalmente de pastos, de las restantes categorías alimentarias. El árbol de clasificación permite reclasificar correctamente el 94,3 % (83 de las 88) de las especies utilizando únicamente dos variables JMC y MZW. Estos dos rasgos también se hacen evidentes al considerar el análisis de discriminante, cuya función $(6,253 \cdot \text{MZW} + 5,886 \cdot \text{JMC} - 10,197)$ incluye las mismas variables y posee el mismo porcentaje de reclasificaciones correctas (94,3%).

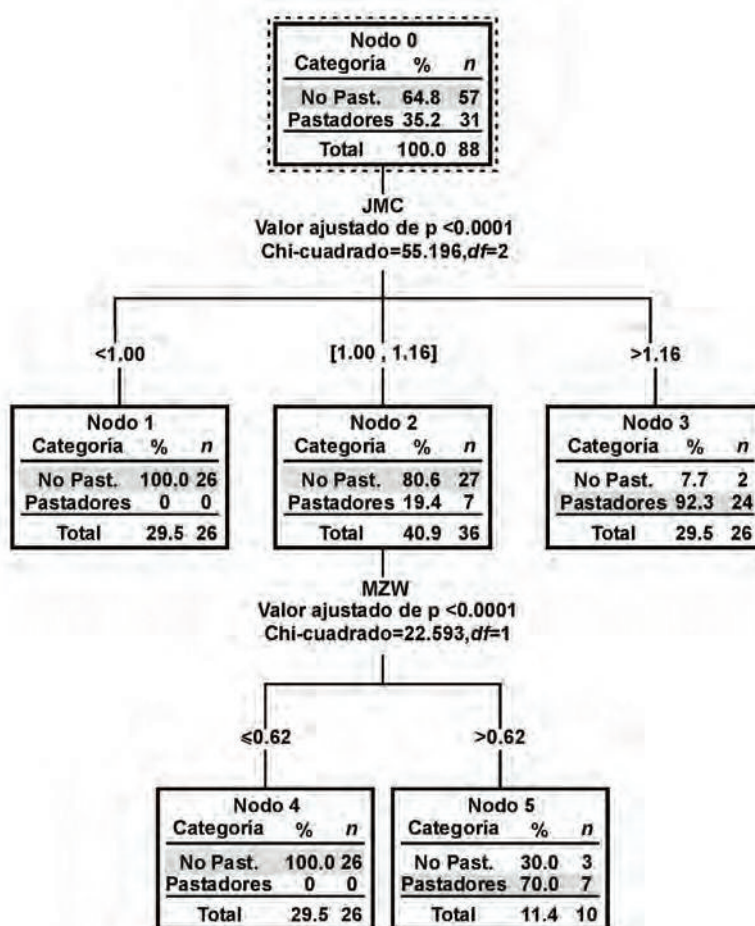


Figura V.4. Árbol de clasificación que permite asociar el ancho relativo del hocico (**MZW**) y el ancho máximo del ángulo mandibular (**JMC**) con la discriminación de los ungulados que se alimentan principalmente de pastos.

Tabla V.10. Estadística descriptiva [Media \pm desvío estándar (n)] de las medidas cráneo-dentarias utilizadas en esta sección. Unidades milímetros. Nombre de las variables véase Tabla III.1 y Figura III.4

Genero	IH	SA	SB	SC	SD	SE	MZW	LPRL	LMRL	JMA	JMB	JMC	JD
<i>Adinotherium</i>	4,92 $\pm 0,42$ (2)	105,29 $\pm 6,35$ (4)	90,03 $\pm 2,45$ (3)	112,64 $\pm 1,29$ (4)	52,92 $\pm 4,60$ (4)	49,83 $\pm 0,07$ (2)	39,20 $\pm 5,56$ (3)	37,47 $\pm 10,38$ (7)	55,97 $\pm 17,16$ (7)	95,72 $\pm 19,70$ (3)	115,66 $\pm 26,89$ (3)	82,08 $\pm 17,82$ (7)	33,70 $\pm 8,42$ (4)
<i>Nesodon</i>	3,24 (1)	177,91 $\pm 8,91$ (5)	139,75 $\pm 4,54$ (3)	195,82 $\pm 10,43$ (5)	92,15 $\pm 10,83$ (7)	64,92 $\pm 12,13$ (5)	70,64 $\pm 5,58$ (6)	64,24 $\pm 8,32$ (12)	123,53 $\pm 9,45$ (13)	170,51 $\pm 14,54$ (10)	224,09 $\pm 16,47$ (9)	159,87 $\pm 23,82$ (13)	55,15 $\pm 6,69$ (8)
<i>Interatherium</i>	3,33 $\pm 0,05$ (3)	36,96 $\pm 3,66$ (5)	22,74 $\pm 2,31$ (6)	31,81 $\pm 2,95$ (5)	15,10 $\pm 0,79$ (6)	13,28 $\pm 2,07$ (6)	12,12 $\pm 1,57$ (7)	11,72 $\pm 1,20$ (10)	15,46 $\pm 1,50$ (10)	25,31 $\pm 2,54$ (10)	35,32 $\pm 2,54$ (9)	29,56 $\pm 2,43$ (10)	11,94 $\pm 2,02$ (10)
<i>Protypotherium</i>	4,05 $\pm 0,13$ (4)	42,41 $\pm 4,51$ (6)	26,19 $\pm 4,64$ (4)	38,68 $\pm 3,60$ (6)	15,30 $\pm 1,53$ (7)	16,71 $\pm 4,27$ (5)	16,69 $\pm 2,08$ (6)	13,54 $\pm 2,14$ (10)	21,28 $\pm 2,75$ (10)	31,39 $\pm 8,00$ (7)	40,45 $\pm 4,74$ (8)	36,18 $\pm 7,88$ (7)	15,63 $\pm 6,05$ (7)
<i>Hegetotherium</i>	7,76 (1)	57,37 $\pm 0,18$ (2)	31,23 $\pm 1,16$ (2)	41,69 $\pm 1,47$ (2)	27,65 $\pm 4,39$ (2)	13,18 $\pm 0,00$ (1)	19,00 $\pm 0,00$ (1)	16,59 $\pm 1,46$ (3)	24,02 $\pm 0,83$ (3)	40,29 $\pm 1,88$ (2)	56,91 $\pm 0,80$ (2)	41,05 $\pm 11,70$ (3)	
<i>Pachyrukhos</i>		37,32 $\pm 0,00$ (1)	17,83 $\pm 1,75$ (2)	29,63 $\pm 0,14$ (2)	19,63 $\pm 1,27$ (3)	14,40 $\pm 3,07$ (3)	11,64 $\pm 0,00$ (1)	10,80 $\pm 0,23$ (3)	14,66 $\pm 0,63$ (3)	27,32 $\pm 3,26$ (3)	39,24 $\pm 0,00$ (1)	26,36 $\pm 3,61$ (3)	4,43 $\pm 0,86$ (2)
<i>Anisolophus</i>	0,78 $\pm 0,00$ (1)							33,02 $\pm 0,00$ (1)	38,05 $\pm 0,00$ (1)	42,42 $\pm 0,00$ (1)	61,43 $\pm 0,00$ (1)	42,22 $\pm 0,00$ (1)	25,78 $\pm 0,00$ (1)
<i>Diadiaphorus</i>	1,33 $\pm 0,06$ (7)	81,66 $\pm 2,92$ (5)	64,69 $\pm 5,20$ (5)	96,96 $\pm 2,97$ (5)	41,36 $\pm 0,98$ (6)	26,38 $\pm 0,00$ (1)	27,98 $\pm 6,14$ (5)	59,95 $\pm 2,40$ (7)	58,55 $\pm 2,61$ (7)	68,70 $\pm 4,19$ (5)	85,11 $\pm 3,26$ (5)	75,97 $\pm 3,49$ (6)	32,06 $\pm 1,06$ (4)
<i>Tetramerorhinus</i>	1,07 $\pm 0,12$ (4)	69,31 $\pm 0,00$ (1)	47,12 $\pm 0,00$ (1)	73,74 $\pm 0,00$ (1)	27,05 $\pm 0,00$ (1)		17,95 $\pm 0,00$ (1)	37,94 $\pm 2,68$ (4)	43,81 $\pm 1,52$ (4)	55,72 $\pm 1,33$ (3)	69,31 $\pm 3,44$ (3)	55,36 $\pm 3,42$ (2)	24,84 $\pm 0,00$ (1)
<i>Thoatherium</i>	0,94 $\pm 0,21$ (3)							31,77 $\pm 0,93$ (3)	38,48 $\pm 1,23$ (3)	48,68 $\pm 1,67$ (2)	60,62 $\pm 0,12$ (2)	34,76 $\pm 7,12$ (3)	19,65 $\pm 5,78$ (2)
<i>Theosodon</i>	0,94 $\pm 0,15$ (4)	86,19 $\pm 3,15$ (3)	0,00 $\pm 0,00$ (1)	139,37 $\pm 8,23$ (3)	63,85 $\pm 1,96$ (3)	37,50 $\pm 0,00$ (1)	52,18 $\pm 0,00$ (3)	69,42 $\pm 7,14$ (4)	69,64 $\pm 1,07$ (4)	82,89 $\pm 4,23$ (4)	93,28 $\pm 9,10$ (4)	92,10 $\pm 12,22$ (4)	41,69 $\pm 1,47$ (2)
<i>Astrapotherium</i>	1,23 $\pm 0,11$ (3)	169,48 $\pm 22,16$ (2)	160,86 $\pm 31,29$ (2)	190,01 $\pm 12,08$ (2)	84,89 $\pm 4,53$ (2)	62,06 $\pm 16,88$ (2)	68,07 $\pm 52,53$ (2)	29,07 $\pm 4,75$ (3)	132,65 $\pm 30,28$ (3)	148,44 $\pm 19,87$ (3)	193,62 $\pm 28,20$ (3)	154,87 $\pm 21,60$ (3)	66,36 $\pm 10,66$ (3)

El morfoespacio definido por MZW y JMC permite una muy buena caracterización de los pastadores *versus* los no pastadores (Figura V.5). Los Bovidae (Artiodactyla) pastadores poseen hocicos anchos, en cambio los Equidae (Perissodactyla) pastadores poseen un ángulo mandibular más amplio (Figura V.5).

Los ungulados santacrucenses comparten con los équidos un ángulo mandibular amplio (Figura V.5), por ejemplo en los équidos los valores de JMC van de 1,3 a 1,65; dentro de los tipoterios, en *Interatherium* el rango va desde 1,7 a 2,3, en *Protypotherium* JMC de 1,55 a 2,31, en *Hegetotherium* de 1,13 a 2,05 y en *Pachyrhinos* de 1,47 a 2,11. Los notoungulados también comparten con los bóvidos un hocico ancho; por ejemplo, el valor más alto de MZW corresponde a *Interatherium* (Figura V.5). Sin embargo, aunque comparten el morfoespacio con los pastadores, los especímenes de *Nesodon* son los notoungulados con valores relativos más bajos para MZW y JMC, ubicándose próximos a los de dietas intermedias (Figura V.5).

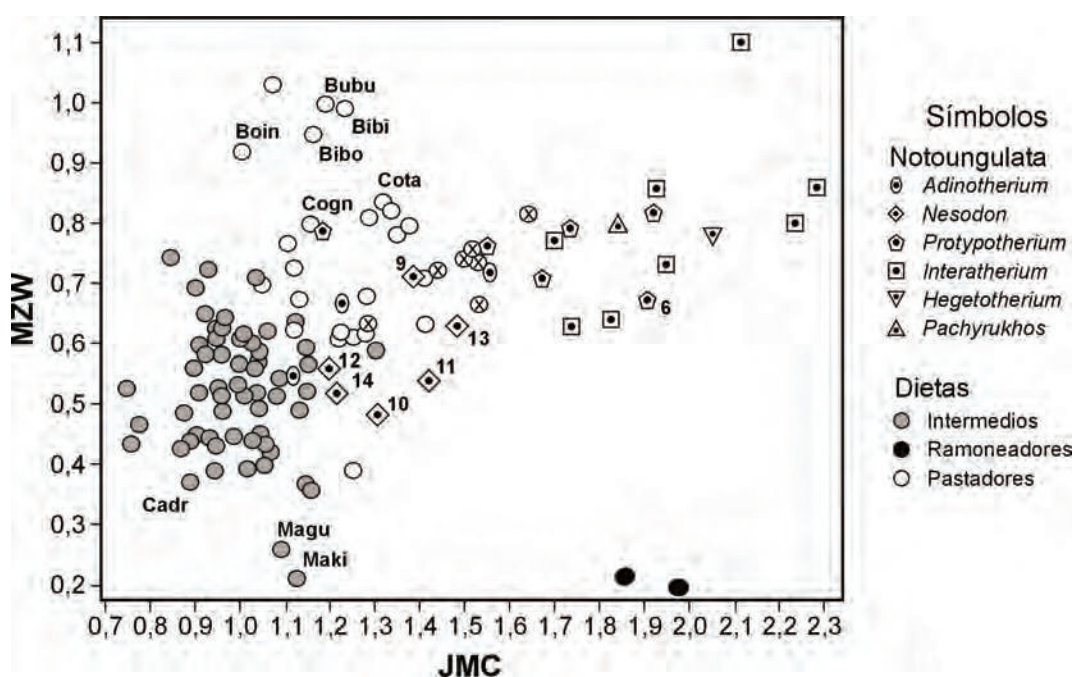


Figura V.5. Distribución de los 88 ungulados actuales (**círculos**) habitantes de ambientes abiertos y mixtos y 24 notoungulados (**símbolos con un punto**) en el morfoespacio definido por el ancho relativo del hocico (**MZW**) y el ancho máximo del ángulo mandibular (**JMC**), que permite la caracterización de los pastadores (**círculos blancos**) y los no pastadores (**círculos grises**). Notoungulata (**símbolos con un punto**): *Interatherium* (**cuadrados**), *Nesodon* (**rombos**), *Protypotherium* (**pentagonos**), *Hegetotherium* (**triángulos invertidos**), *Adinotherium* (**ovoides**), *Pachyrhinos* (**triángulos**); ungulados actuales: *Equus* spp. (**círculos con una cruz**), *Camelus dromedarius* (**Cadr**), *Madoqua guentheri* (**Magu**), *Madoqua kirkii* (**Maki**), *Connochaetes gnou* (**Cogn**), *Connochaetes taurinus* (**Cota**), *Bison bison* (**Bibi**), *Bos indicus* (**Boin**), *Syncerus caffer* (**Syca**), *Bubalus Bubalus* (**Bubu**) y *Bison bonasus* (**Bibo**).

Otros rasgos útiles para la caracterización de los pastadores son el largo del proceso paraoccipital (SE) y la profundidad del ángulo mandibular (JMB). Nuevamente las especies pastadoras de bóvidos y équidos muestran algunas diferencias en la región del morfoespacio que ocupan (Figura V.6). En ambos JMB es mayor en los pastadores, pero aunque es mucho mayor para los équidos que para los bóvidos, solamente los bóvidos pastadores muestran una longitud mayor del SE (Figura V.6). Las especies no pastadoras poseen un patrón común caracterizado por valores de JMB y SE más bajos que para los pastadores. Los notoungulados comparten ambos rasgos con los pastadores (Figura V.6).

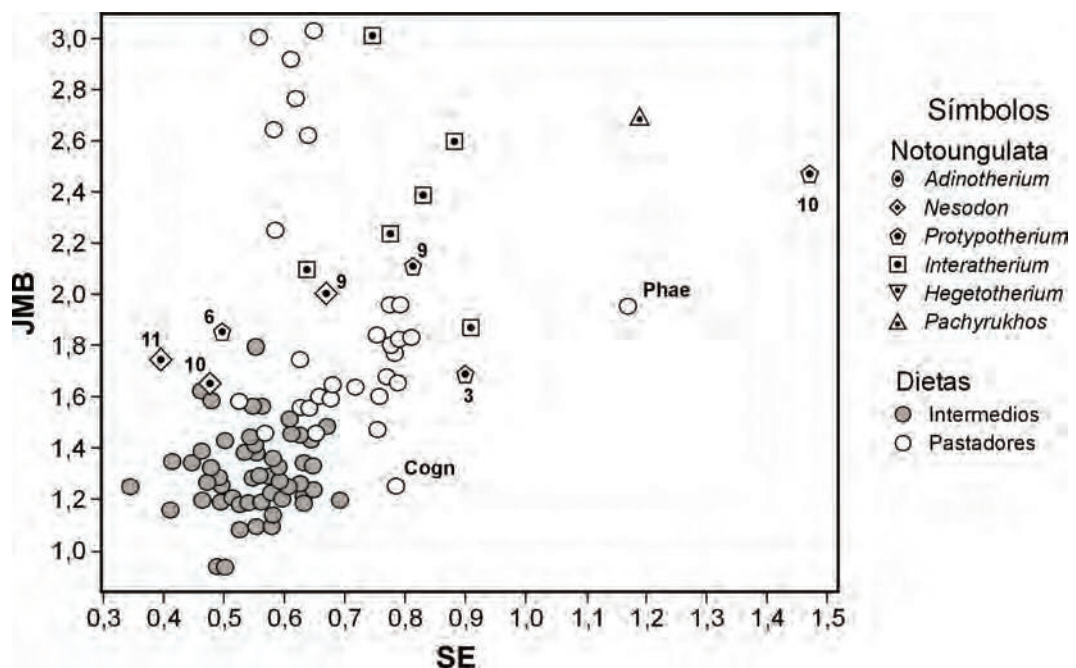


Figura V.6. Distribución de los 88 ungulados actuales (**círculos**) habitantes de ambientes abiertos y mixtos y 24 notoungulados (**símbolos con un punto**) en el morfoespacio definido por el largo del proceso paraoccipital (**SE**) y la profundidad del ángulo mandibular (**JMB**), que permite la caracterización de los pastadores (**círculos blancos**) y los no pastadores (**círculos grises**); Notoungulata (**símbolos con un punto**): *Interatherium* (**cuadrados**), *Nesodon* (**rombos**), *Protypotherium* (**pentágonos**), *Hegetotherium* (**triángulos invertidos**), *Adinotherium* (**ovoides**), *Pachyrhkos* (**triángulos**); ungulados actuales: género *Equus* (**círculos con una cruz**), *Camelus dromedarius* (**Cadr**), *Madoqua guentheri* (**Magu**), *Madoqua kirkii* (**Maki**), *Connochaetes gnou* (**Cogn**), *Connochaetes taurinus* (**Cota**), *Bison bison* (**Bibi**), *Bos indicus* (**Boin**), *Syncerus caffer* (**Syca**), *Bubalus bubalus* (**Bubu**) y *Bison bonasus* (**Bibo**)

Entre los tipoterios, un espécimen de *Interatherium* muestra el mayor valor de JMB, muy similar al de los équidos. Los restantes especímenes, si bien muestran valores más bajos, se mantienen dentro del rango de valores de JMB y SE de los pastadores actuales. En el caso de *Protypotherium*, los tres especímenes se ubican en la región del morfoespacio de los pastadores, con uno de ellos presentando el valor más alto de SE (Figura V.6). Algo similar

ocurre con el único ejemplar de *Pachyrhinos*, el cual posee un valor de SE similar al único pastador de la familia Suidae, *Phacochoerus* (Figura V.6).

Entre los toxodóntidos, los especímenes de *Nesodon* 10 y 11 (Figura V.6) se ubican más cercanamente a los ungulados actuales de dieta intermedia, con valores muy bajos de SE, pero con valores de JMB similares al de los actuales pastadores. En cambio, el espécimen número 9 se ubica más cerca de los pastadores (Figura V.6). El único espécimen de *Adinotherium* se ubica en el extremo superior de la región ocupada por los bóvidos pastadores, presentando valores de SE y JMB semejantes al espécimen 9 de *Protypotherium*.

Todos los especímenes de los Litopterna y astrapoteros santacruceses fueron tratados como especímenes de ambientes cerrados para realizar los análisis de comportamiento alimentario. Las especies de dichos hábitats pueden clasificarse como omnívoros, frugívoros, intermedios o ramoneadores (Figura III.5).

El análisis de discriminante de las especies que habitan en ambientes cerrados permite asociar el largo relativo de la fosa masetérica (SA), la longitud relativa de los premolares (LPRL) y el largo relativo posterior de la mandíbula (JMA) con la caracterización que permite discriminar los omnívoros de los no omnívoros. La función discriminante obtenida ($21,293*LPRL + 19,831*SA - 2,517*JMA - 45,239$) permite un 100 % de reclasificaciones correctas. Los omnívoros se caracterizan por poseer valores bajos de SA y LPRL, mientras que los valores de JMA se superponen en parte con los no omnívoros. De los 22 ungulados santacruceses considerados como de ambientes cerrados, sólo se dispone de las variables implicadas para 10 especímenes. Según dicha función, todos los proterotéridos y un ejemplar de *Theosodon* fueron clasificados como herbívoros no omnívoros y solamente dos especímenes de *Astrapotherium* fueron clasificados como omnívoros. Una función discriminante que permite una evaluación más inclusiva de los ungulados santacruceses involucra sólo a LPRL y JMA ($22,316*LPRL - 0,195*JMA - 13,479$) y aporta un 97 % de reclasificaciones correctas. Solamente el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), considerado como omnívoro, fue clasificado como no omnívoro. Esta función permite clasificar y evaluar la distribución del morfoespacio de 18 de los 22 especímenes de ungulados santacruceses (Figura V.7). Todos los Litopterna poseen una combinación de LPRL y JMA similar a los perisodáctilos ramoneadores y son clasificados por la función como no omnívoros. Solamente los tres especímenes de *Astrapotherium* se ubican en la región inferior derecha del morfoespacio definido por estas dos variables, cercano solamente al cerdo gigante de bosque *Hylochoerus meinertzhageni*, y son clasificados como omnívoros (Figura V.7). A pesar de su morfología particular y dado que posee un bajo valor de LPRL por la reducción de piezas

premolares (véase Cap. VI. Discusión), se decide continuar el análisis considerándolo como un ungulado no omnívoro.

En el caso del resto de los herbívoros de ambientes cerrados resulta más difícil obtener una combinación de tres o menos variables que permitan una buena caracterización de los tres tipos ecológicos: ramoneadores, frugívoros y de dietas intermedias. Sin embargo, el morfoespacio definido por JMB y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC), permite una buena caracterización de los ramoneadores con respecto a los frugívoros y los de dieta intermedia (Figura V.8). La función discriminante asociada ($2,976 \cdot \text{JMB} + 11,116 \cdot \text{JMC} - 16,715$) aporta un porcentaje de reclasificación correcta del 87 %, siendo las dos especies de pudú las mal clasificadas. Como puede verse en la Figura 6.06, éstas se solapan con los bóvidos *Cephalophus dorsalis* y *Philatomba monticola*.

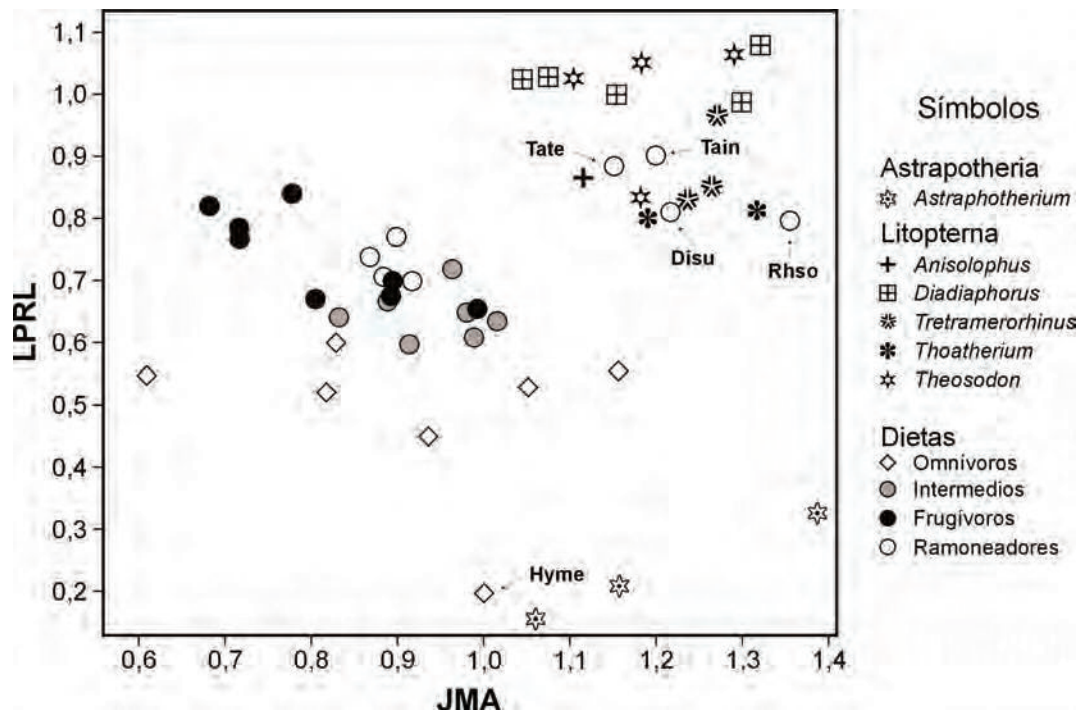


Figura V.7. Distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 18 ungulados santacrucenses (astrapoteros y Litopterna), en el morfoespacio definido por la longitud relativa de los premolares (LPRL) y el largo relativo posterior de la mandíbula (JMA) que permite la caracterización de los omnívoros (rombos) y no omnívoros (círculos). Ungulados actuales: *Dicerorhinus sumatrensis* (Disu), *Hylochoerus meinertzhageni* (Hyme), *Rhinoceros sondaicus* (Rhso) *Tapirus indicus* (Tain), *Tapirus terrestris* (Tate).

Mientras los ramoneadores perisodáctilos poseen valores elevados de JMB y JMC, los artiodáctilos ramoneadores presentan valores de ambas variables más próximos a los frugívoros (Figura V.8). *Astraphotherium* y casi todos los Litopterna muestran valores intermedios entre los ramoneadores perisodáctilos y artiodáctilos, región ocupada por el

hipopótamo pigmeo *Hexaprotodon liberiensis* (Figura V.8). El macraucénido *Theosodon garretorum* (número 1 en Figura V.8) se ubica próximo a los bóvidos de dietas intermedias *Moschus moschiferus* y *Elaphodus cephalophus*.

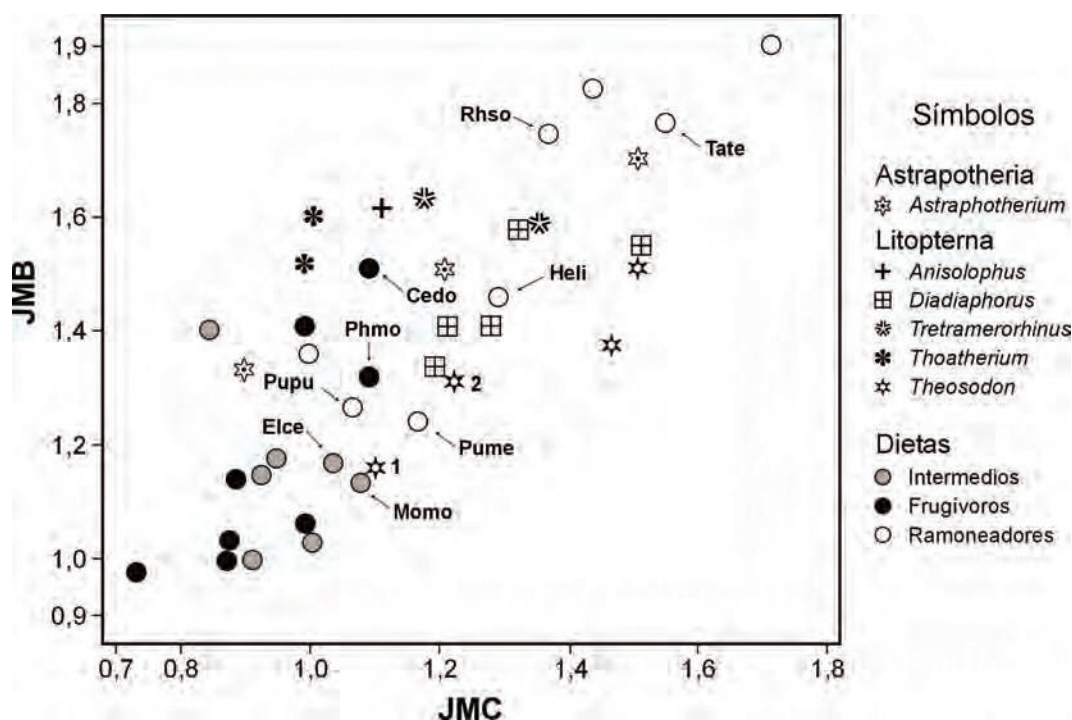


Figura V.8. Distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 17 ungulados santacrucenses (astrapoteros y Litopterna), en el morfoespacio definido por la profundidad del ángulo mandibular (**JMB**) y el ancho máximo del ángulo mandibular (**JMC**) que permite una buena caracterización de los ramoneadores (**círculos blancos**) con respecto a los frugívoros (**círculos negros**) y de dieta intermedia (**círculos grises**); ungulados actuales: *Cephalophus dorsalis* (**Cedo**), *Elaphodus cephalophus* (**Elce**), *Hexaprotodon liberiensis* (**Heli**), *Moschus moschiferus* (**Momo**), *Philatomba monticola* (**Phmo**), *Pudu mephistophiles* (**Pume**), *Pudu puda* (**Pupu**), *Rhinoceros sondaicus* (**Rhso**) y *Tapirus terrestris* (**Tate**).

El ancho relativo del hocico (MZW) junto a JMB permite una buena discriminación de los ungulados de dietas intermedias en contraposición a los ramoneadores y frugívoros. La función discriminante ($20,024 \cdot \text{MZW} - 6,574 \cdot \text{JMB} - 4,587$) permite una reclasificación correcta del 91,03 %. Los ungulados de dietas intermedias poseen altos valores de MZW y bajos de JMB, mientras que los ramoneadores y frugívoros muestran valores más bajos para MZW (Figura V.9). Los macraucénidos del género *Theosodon* y el único ejemplar de *Astrapotherium*, poseen una combinación de MZW y JMB similar a la de los ungulados de dietas intermedias (Figura V.9). En cambio, los proterotéridos *Diadiaphorus* y *Tetramerorhinus* se ubican en la región del morfoespacio próxima a los cérvidos ramoneadores del género *Pudu* y *Capreolus* (Figura V.9).

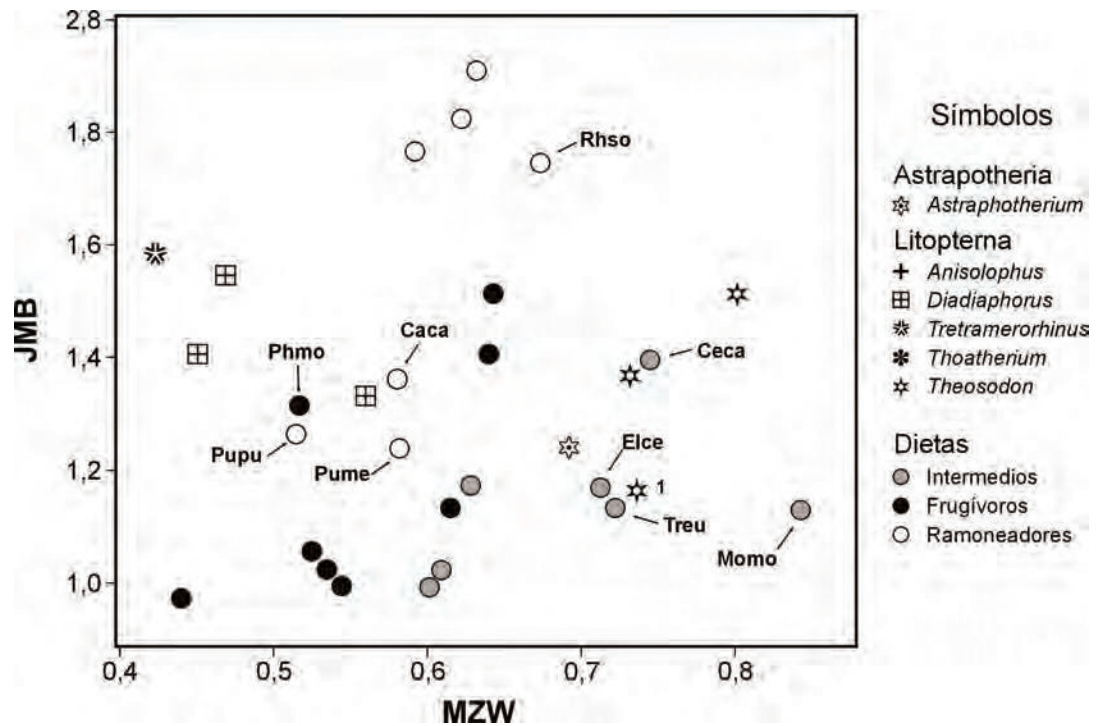


Figura V.9. Distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 8 ungulados santacrucenses (astrapoteros y Litopterna), en el morfoespacio definido por la profundidad del ángulo mandibular (**JMB**) y el ancho del hocico (**MZW**) que permite una buena caracterización de los ungulados de dieta intermedia (**círculos grises**) con respecto a los ramoneadores (**círculos blancos**) y los frugívoros (**círculos negros**); ungulados actuales: *Capreplus capreolus* (**Caca**), *Cervus canadensis* (**Ceca**), *Cephalophus dorsalis* (**Cedo**), *Elaphodus cephalophus* (**Elce**), *Moschus moschiferus* (**Momo**), *Philatomba monticola* (**Phmo**), *Pudu mephistophiles* (**Pume**), *Pudu puda* (**Pupu**), *Rhinoceros sondaicus* (**Rhso**) y *Tragelaphus euryceros* (**Treu**).

V.3.2. ECOMORFOLOGÍA UTILIZANDO MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

CRÁNEO

Los resultados del Análisis de componentes principales en el espacio tangente para el set completo de datos (*i.e.*, incluyendo los 511 ungulados actuales, 113 macropódidos y 47 ungulados santacrucenses) indican que con los siete primeros componentes principales se explica más del 80% de la variación total en la muestra (Tabla V.11). El primer componente de *forma* obtenido da cuenta de casi el 33 % de la varianza total y entre el CP1 y CP2 se explican más del 50 % de la varianza total.

Tabla V.11. Análisis de componentes principales para el conjunto de los ungulados actuales y los ungulados santacrucenses

Componente	Autovector	Varianza	Var. Acumulada.
CP 1	0,01092733	32,721	32,721
CP 2.	0,00611588	18,313	51,034
CP 3.	0,00317496	9,507	60,541
CP 4.	0,00257825	7,720	68,261
CP 5.	0,00174182	5,216	73,477
CP 6.	0,00115492	3,458	76,935
CP 7.	0,00106582	3,191	80,127

El primer componente describe la transformación de forma desde el extremo positivo con formas de cráneo de rostro corto con la *orbita* adelantada y en ubicación más ventral respecto al *margo alveolare* distal del M3, dando lugar a una mayor extensión de la *fossa temporalis*. Hacia el extremo negativo se observa el patrón inverso con rostro alargado y la *orbita* desplazada caudalmente respecto al *margo alveolare*, distal del M3 y dispuesta dorsalmente, dejando un área reducida para la *fossa temporalis* (Figura V.10A).

Sobre el CP2 el cambio de *forma* se relaciona principalmente con transformaciones asociadas a la retracción de las narinas. Sobre el extremo positivo se observan las formas de cráneo más bajo con una telescopación rostral de las narinas. En el extremo más negativo se observan las formas de cráneo muy alto, incluso en la *fossa temporalis*, con una gran retracción de las narinas, las que se ubican rostro-dorsal a la *orbita* (Figura V.10B).

La distribución de los especímenes en el morfoespacio definido por los primeros componentes muestra zonas ocupadas por grupos taxonómicos bien definidos (Figura V.10C). Tal es el caso de los Suiformes que ocupan la región superior del morfoespacio ($CP2 > 0,1$), sin superponerse con otros grupos taxonómicos. Los Hippopotamidae se ubican muy próximos a estos. Los Bovidae, Cervidae y Equidae se entremezclan en la región negativa del CP1, pero forman una nube de puntos centrada con respecto a CP2. Hacia los valores negativos del CP2 se ubican los Tapiridae y cercanos a estos el antílope Saiga. Los Camelidae forman una nube de puntos bastante concentrada y centrada con respecto al CP1, pero ubicada entre el 0 y el -0,2 del CP2, por sobre los tapires. Sobre el lado positivo del CP1 se ubican próximos a los valores de cero y con valores positivos de CP2 los Hippopotamidae y Tragulidae, mientras que los Rhinocerotidae se ubican cercanos pero con valores negativos del CP2. Los Hyracoidea y Macropodidae se ubican sobre el lado derecho con valores positivos de CP1 más alejados de los ungulados (Figura V.10C).

Al considerar a los ungulados santacrucenses, puede observarse la siguiente distribución. Los Interatheriidae comparten el morfoespacio de CP1 y CP2 con los Hyracoidea y *Setonix* y *Dendrolagus* dentro de Macropodidae; incluso suelen presentar valores más positivos que éstos, particularmente los especímenes de *Interatherium*. Dentro de los Hegetotheriidae, los especímenes de *Hegetotherium* comparten el morfoespacio con *Macropus rufus* mientras que el único ejemplar de *Pachyrukhos* se ubica muy próximo a los Tragulidae. Los Nesodontinae se ubican en una región del morfoespacio prácticamente desocupada, pero muy próxima a los Hyracoidea y Macropodidae. Muy próximo a estos se ubican los ejemplares de Protherootheriidae de *Tetramerorhinus* y *Thoatherium*, mientras que los especímenes de *Diadiaphorus* se encuentran alejados de dicha nube de puntos y muy próximos a los Rhinocerotidae. El único ejemplar de *Theosodon* comparte el morfoespacio con los Tylopoda, en particular con los ejemplares de *Vicugna vicugna*. Los dos especímenes de *Astrapotherium* se ubican en una región desocupada del morfoespacio pero muy próximo al tapir *Tapirus terrestris* (Figura V.10C).

A partir del CP3 la proporción de la varianza explicada se encuentra por debajo del 10% (Tabla V.11). Ninguna de las combinaciones posibles de los CP de mayor varianza (incluyendo aquellos que explican hasta un 5%) logran definir morfoespacios claramente atribuibles ya sea a las categorías de hábitat y/o dieta. Las nubes de puntos de cada una de las categorías quedan dispersas y entremezcladas. Por lo tanto, no se encontraron patrones que vinculen *forma* y atributos ecológicos.

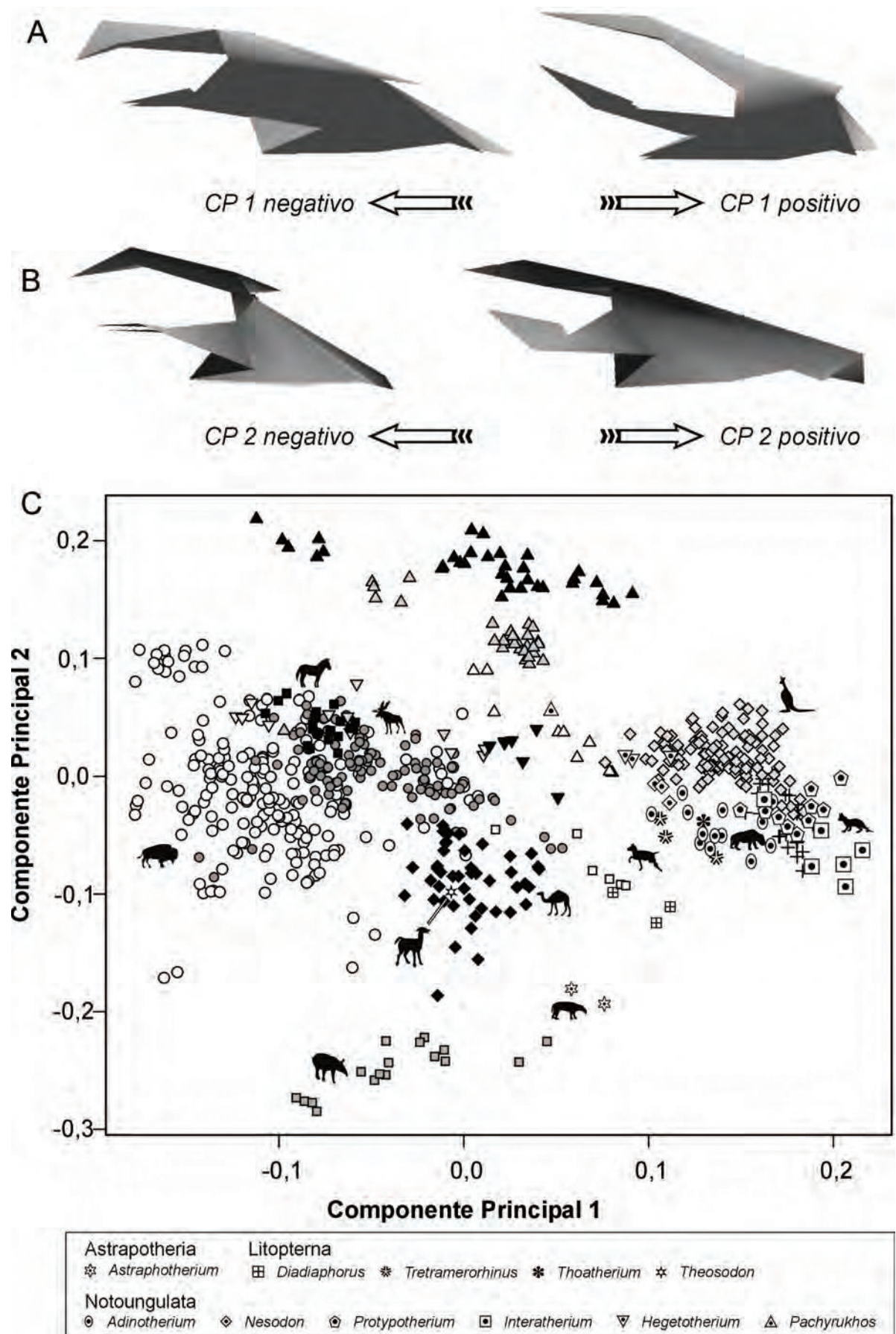


Figura V.10. ACP para todo el conjunto (actuales + fósiles). *Continúa en página siguiente.*

Figura V.10. Análisis de Componentes Principales para todo el conjunto (actuales + fósiles) **A.** Formas del extremo negativo (izquierda, Bovidae) y positivo (derecha, Hyracoidea) del Componente Principal 1; **B.** Formas del extremo negativo (izquierda, Tapiridae) y positivo (derecha, Suidae) del Componente Principal 2; **C.** Distribución de los taxones en el morfoespacio definido por CP1 y CP2. Símbolos mamíferos actuales: cruz – Hyracoidea; cuadrados – Perissodactyla (negro – Equidae; gris – Tapiridae; blanco – Rhinocerotidae); triángulos blancos – Hippopotamidae; triángulos negros – Suina; triángulos invertidos – Tragulidae; triángulos invertidos negros – Antilocapridae; triángulos invertidos grises – Giraffidae; rombos negros – Camelidae; rombos grises – Macropodidae; círculos blancos – Bovidae; discos grises – Cervidae

Ungulados Santacrucenses

Cuando se explora la variación de forma considerando solo los ungulados santacrucenses, el 80 % de la variación se alcanza en los siete primeros CP (Tabla V.12). El primer CP da cuenta de casi el 30% de la varianza explicada. A lo largo de su eje la variación de forma asociada se explica por un cráneo bajo y ancho, con las órbitas sobre el borde dorsal de la *calvaria* en el extremo positivo. En el extremo negativo el cráneo es más alto y angosto, con un mayor desarrollo de la fosa temporal y las órbitas más cercanas al plano oclusal (Figura V.11A).

Por otro lado el CP2 da cuenta del 15% de la varianza explicada y la variación de forma asociada a dicho eje está dada por un cráneo con los *arcus zygomaticorum* y la *fossa temporalis* expandidos lateralmente, mientras que hacia los valores negativos se observa una forma con el frontal expandido y abovedado y con los arcos cigomáticos no tan extendidos por fuera del plano sagital y retracción de las narinas (Figura V.11B).

En el morfoespacio definido por el CP1 y CP2 (Figura V.11C) los ungulados santacrucenses se distribuyen en cuatro regiones bien separadas. Sobre el cuadrante positivo para ambos CP se ubican los Hegetotheriidae, sobre el segundo cuadrante (CP1 negativo; CP2 positivo) se agrupan los Nesodontinae, entre los cuales los especímenes de *Adinotherium* se aproximan más al origen que los de *Nesodon*. Sobre el tercer cuadrante (CP1 negativo; CP2 negativo) se agrupan los Proterotheriidae formando una nube de puntos verticalizada; entre ellos los especímenes de *Diadiaphorus* son los que más se alejan del origen. En ese mismo cuadrante y hacia los extremos, se ubican los ejemplares de *Astrapotherium* y *Theosodon*. En el cuarto cuadrante (CP1 positivo; CP2 negativo) se agrupan los Interatheriidae, entre los cuales, los especímenes de *Protypotherium* se encuentran más cercanos al origen que los de *Interatherium*, los que ocupan la región más positiva del CP1.

Tabla V.12. Análisis de componentes principales sólo para los ungulados santacrucenses

Componente	Autovector	Varianza%	Var. Acumulada%
CP 1	0,0111705	28,956	28,956
CP 2	0,0059825	15,508	44,4637
CP 3	0,0044963	11,655	56,119
CP 4	0,0033578	8,704	64,822
CP 5	0,0026122	6,771	71,594
CP 6	0,0020030	5,192	76,786
CP 7	0,0011250	2,916	79,702

El CP3 explica aproximadamente el 12% de la varianza, registrándose variación de *forma* principalmente en el *arcus zygomaticus*. Sobre el extremo positivo se ubican las *formas* más estilizadas, con una *orbita* grande y un *arcus zygomaticus* bajo, en cambio sobre el extremo negativo se ubican las *formas* más robustas, con un cráneo alto, una *orbita* más pequeña y un *arcus zygomaticus* alto y robusto, con un prominente proceso descendente de la *maxilla* por debajo de la *orbita*. Sobre el lado positivo del CP3 se ubican los proterotéridos que poseen proporcionalmente *orbitae* más grandes y *arcus zygomaticus* más estilizados, comparado con los notoungulados. Entre éstos, los especímenes de *Interatherium* se ubican en el extremo más negativo con una *orbita* proporcionalmente pequeña y un *arcus zygomaticus* muy robusto y con un marcado proceso descendente de la *maxilla* por debajo de la *orbita* (Figura V.12A).

El CP4 da cuenta del 8% de la varianza y sobre él se observa la variación de *forma* debido a la extensión del *os frontale* sobre la *calvaria* (Figura V.12B). Sobre el extremo positivo se ubican las formas con una marcada constricción postorbitaria, rostralmente el *os frontale* ocupa un área subtriangular pequeña y caudalmente le sigue la *crista sagittalis* bien definida y estrecha. Los *arcus zygomaticus* están desplazados lateralmente, por lo que dejan lugar a una gran *fossa temporalis*. Sobre esta región se ubican la mayoría de los ungulados santacrucenses, con la excepción de *Astrapotherium* y los hegetotéridos. Estos últimos se ubican sobre el extremo negativo, muy alejados del resto de la nube de puntos (Figura V.12B). Se caracterizan por carecer de una constricción postorbitaria clara, el *os frontale* se expande lateralmente ocupando gran parte de la superficie dorsal de la *calvaria*. Sobre ésta no se forma una *crista sagittalis* estrecha sino que la *fossa temporalis*, proporcionalmente más pequeña, queda delimitada por la *linae temporalium* desplazadas lateralmente, sin juntarse en el plano sagital para formar la *crista sagittalis*.

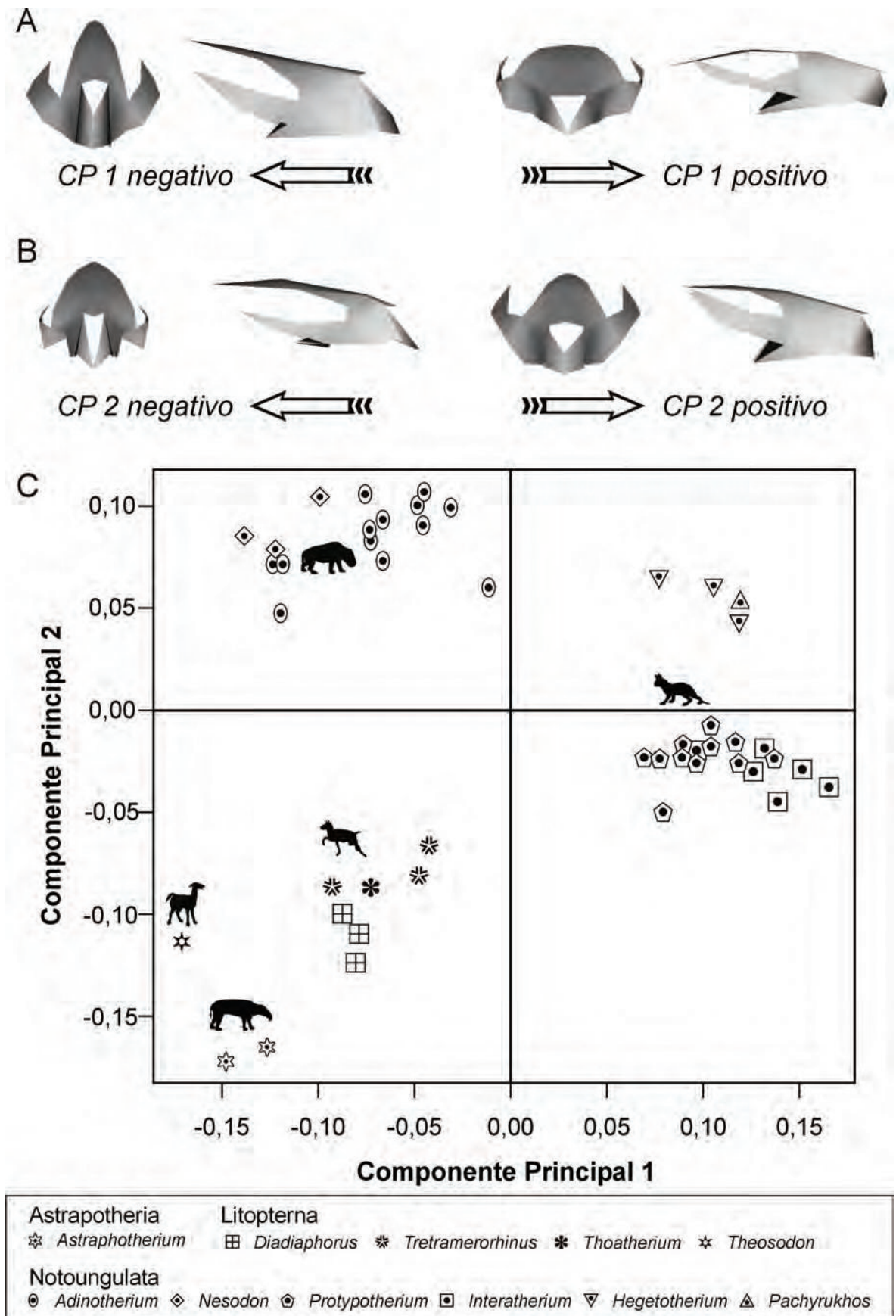


Figura V.11. Análisis de Componentes Principales de cráneo. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. **Continúa en página siguiente.**

Figura V.11. (Página anterior) Análisis de Componentes Principales de cráneo. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. **A.** Formas del extremo negativo y positivo (vista frontal y lateral) del Componente Principal 1; **B.** Formas del extremo negativo y positivo (vista frontal y lateral) del Componente Principal 2; **C.** Distribución de los taxones en el morfoespacio definido por CP1 y CP2.

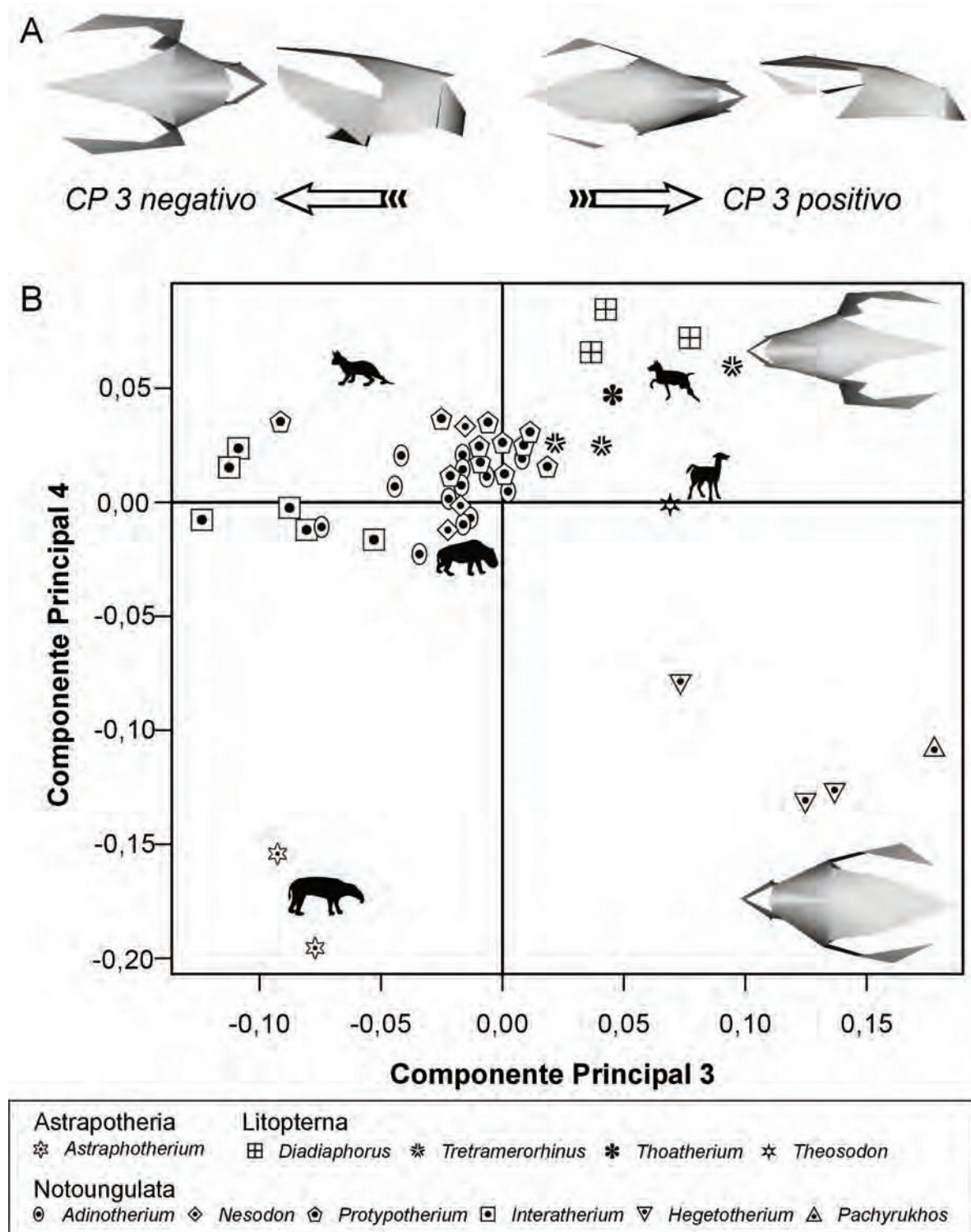


Figura V.12. Análisis de Componentes Principales de cráneo. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. **A.** Formas del extremo negativo y positivo (vista dorsal y lateral) del Componente Principal 3; **B.** Distribución de los taxones en el morfoespacio definido por CP3 y CP4.y formas del extremo negativo y positivo (vista dorsal) del Componente Principal 4 sobre la figura a la derecha.

Aunque los restantes componentes dan cuenta de proporciones muy bajas de la varianza (Tabla V.12), se exploró la variación de forma debida a deformaciones por cargas litostáticas en algunos de dichos CP. Solamente se encontraron signos evidentes de deformación en el CP7 que da cuenta sólo del 3% de la varianza total. Los principales signos detectados se deben a compresión lateral del *arcus zygomaticus* y la *orbita* no alineada con el plano sagital pero con una orientación próxima resultando en asimetría bilateral (Figura V.13).

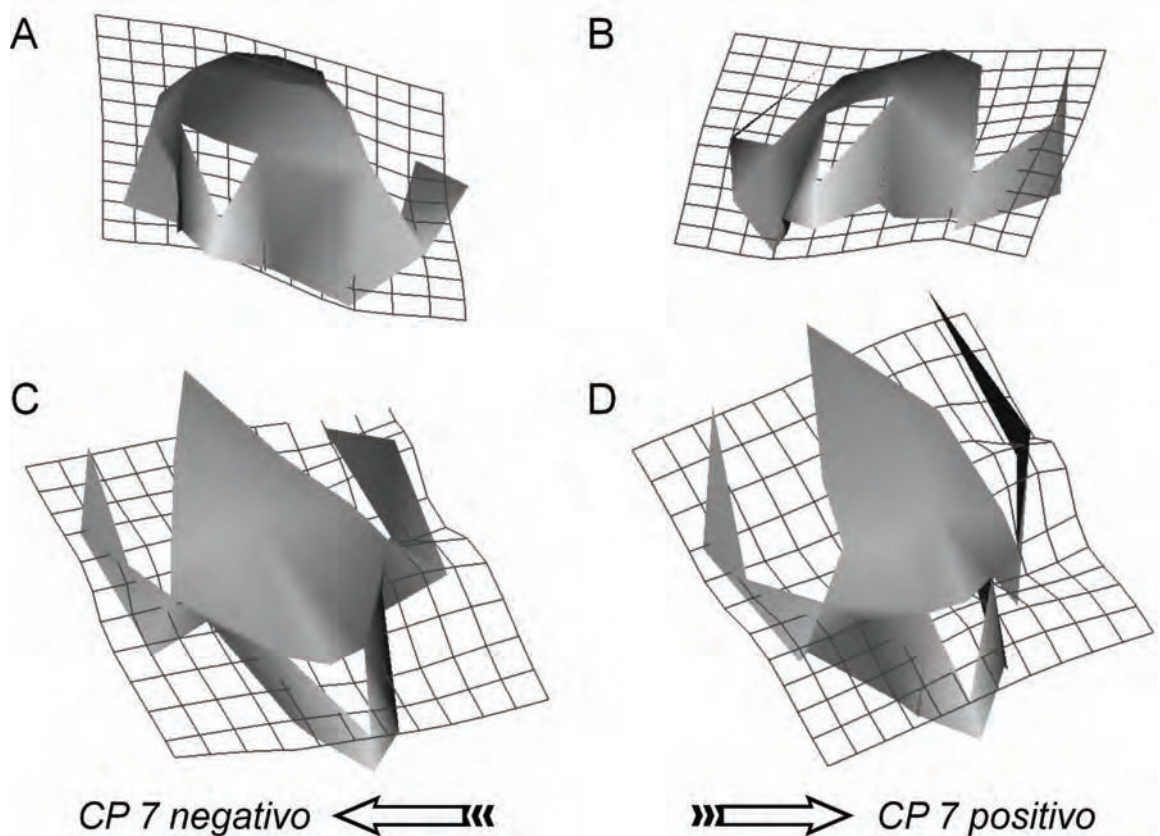


Figura V.13. Grilla de deformación del componente principal 7 (3%) $\times 2$ para exagerar la variación de forma. Los componentes de deformación por carga litostática más destacables son **A** y **B** deformación del *arcus zygomaticus*. **C** y **D** compresión lateral y dorso ventral.

Los resultados de las regresiones de cada uno de los CP con respecto al logaritmo del tamaño del centroide muestran que sólo el CP1 tiene una alta correlación con el tamaño (Tabla V.13). Dicha correlación posee un coeficiente de determinación elevado (0,86) por lo que el tamaño explica el 86% de la variación de forma del CP1. Debe destacarse que en el análisis generalizado de Procrustes, la transformación de escala no fue omitida. Dado que el valor de la pendiente es negativo (Tabla V.13), el CP1 está negativamente correlacionado con el tamaño (Figura V.14).

Tabla V.13. Resumen de estadísticos descriptivos para las regresiones simples obtenidas al utilizar los logaritmos decimales del tamaño del centroide de *landmarks* 3D (36 craneanos) como variable independiente y cada uno de los componentes principales como variable dependiente.

Comp.	R^2	Ordenada al origen				Pendiente			
		valor	error est.	t	p	valor	error est.	t	p
CP 1	0,860	0,910	0,055	16,538	<0,0001*	-0,365	0,022	-16,595	<0,0001*
CP 2	0,016	-0,094	0,110	-0,854	0,398	0,038	0,044	0,859	0,395
CP 3	0,007	0,054	0,096	0,557	0,580	-0,022	0,038	-0,560	0,578
CP 4	0,018	0,076	0,083	0,914	0,365	-0,030	0,033	-0,919	0,363
CP 5	0,014	0,058	0,073	0,801	0,427	-0,023	0,029	-0,805	0,425
CP 6	0,019	0,060	0,064	0,937	0,354	-0,024	0,025	-0,942	0,351
CP 7	0,004	0,021	0,048	0,428	0,671	-0,008	0,019	-0,430	0,669

Abreviaturas: Comp – componentes principales; error est. – error estándar del estimado; R^2 – coeficiente de determinación. t valores de la prueba de t de *Student* para los parámetros estimados con 45 grados de libertad. Asterisco (*) valores de t significativos al nivel de significación del 0,05 ($p < 0,0001$).

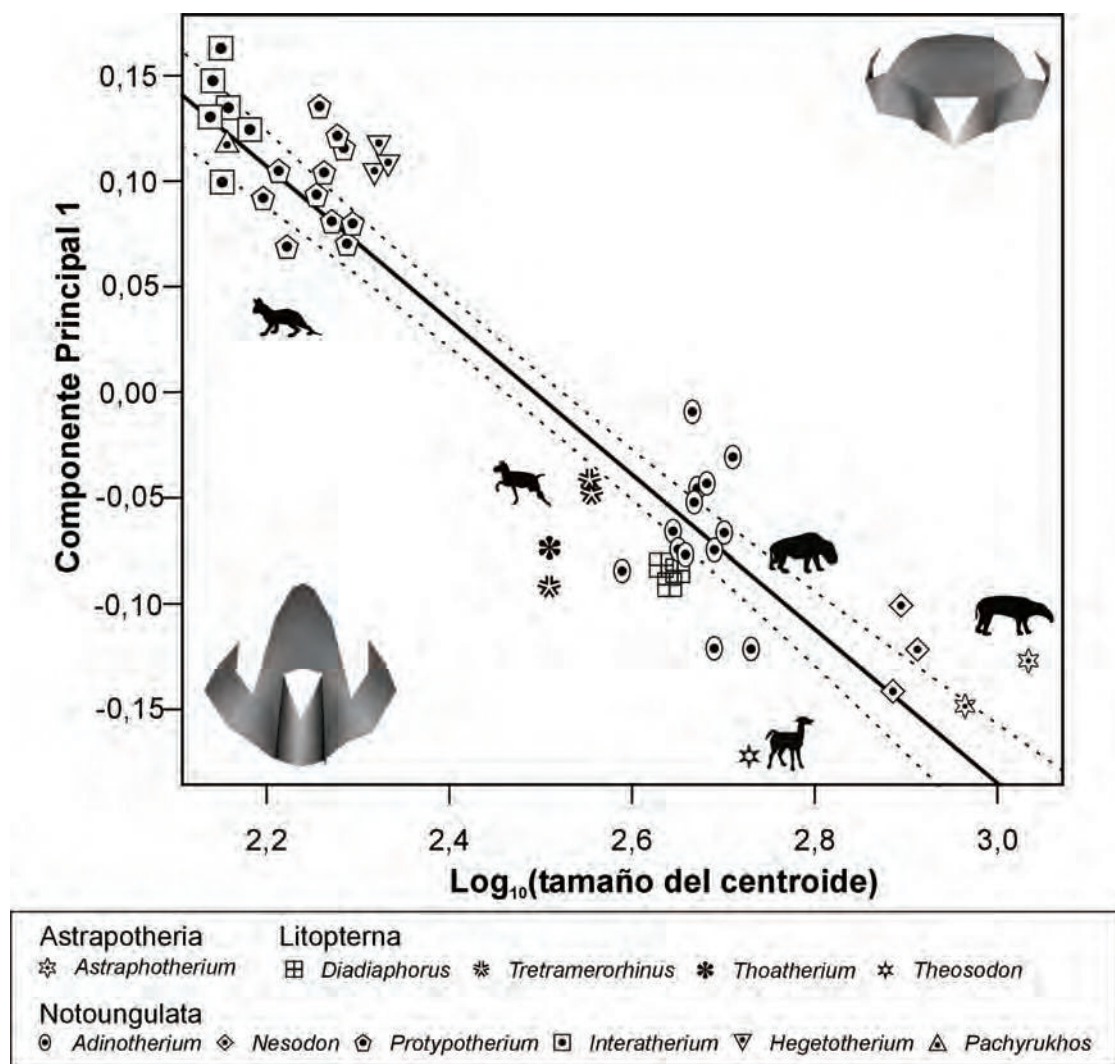


Figura V.14. Regresión del logaritmo del tamaño del centroide contra el componente principal 1.

MANDÍBULA

Los resultados del análisis de componentes principales en el espacio tangente para el set completo de datos (*i.e.*, incluyendo 452 ungulados actuales y 35 ungulados santacruceses) indican que los seis primeros componentes principales explican más del 85% de la variación total en la muestra. El primer CP obtenido da cuenta de más del 55 % de la varianza y entre el CP1 y CP2 se explica más del 65 % de la varianza total (Tabla V.14).

Tabla V.14. Análisis de componentes principales de mandíbula para el conjunto de los ungulados actuales y los ungulados santacruceses

Componente	Autovector	Varianza	Var. Acumulada.
CP 1	0,0127	56,6	56,6
CP 2	0,0020	9,02	65,6
CP 3	0,00175	7,78	73,4
CP 4	0,00127	5,66	79,0
CP 5	0,000805	3,58	82,6
CP 6	0,000565	2,51	85,1

En el CP1 la variación de *forma* está dada por una mandíbula sumamente grácil en el lado negativo y más robusta hacia los valores positivos (Figura V.15A). En el extremo negativo, el *corpus mandibulae* forma, con el *ramus mandibulae*, un ángulo obtuso. En la región rostral presenta un diastema muy largo entre incisivos y premolares, la *pars molaris* es baja y la *fossa maseterica* poco prominente. El *processus coronoideus* es delgado, alto y curvo y se extiende caudalmente por detrás del *processus condylaris*. En el extremo positivo la mandíbula es sumamente robusta, el *corpus mandibulae* forma con el *ramus mandibulae* un ángulo agudo, carece de diastema entre incisivos y premolares y la *pars molaris* es muy alta en particular sobre el borde mesial del m3. El *angulus mandibulae* posee una *fossa masseterica* muy desarrollada y su borde caudal se extiende por detrás del *processus condylaris*. El *processus coronoideus* es ancho bajo y orientado rostralmente (Figura V.15A).

Sobre el CP2 el cambio de *forma* se relaciona principalmente con una mandíbula corta y alta con el *ramus mandibulae* arqueado sobre el lado negativo y una mandíbula larga y baja con el *ramus mandibulae* recto y extendido rostralmente (Figura V.15B). Sobre el extremo negativo los *alveolis dentalis* de los incisivos se ubican por encima del plano oclusal. La sínfisis mandibular es corta, angosta y está verticalizada. El *ramus mandibulae* es curvado y más alto debajo de los molares. El *processus coronoideus* es delgado y muy alto. Sobre el extremo positivo los *alveoli dentales* de los incisivos se ubican por debajo del plano oclusal.

La sínfisis mandibular es alargada, ancha y horizontal. El *ramus mandibulae* es recto y mantiene la misma altura a lo largo de toda la serie dentaria poscanina. El comienzo del *angulus mandibulae* se distingue del *margo ventralis* de la *pars molaris* por la *incisura vasorum facialium* bien marcada. El *processus coronoideus* es ancho y muy bajo (Figura V.15B).

Examinado la distribución de los especímenes en el morfoespacio definido por los primeros dos componentes (65 % de la varianza) pueden observarse nubes de puntos orientadas oblicuamente a ambos CP (Figura V.15C). Sobre los valores negativos del CP1 se ubican los cérvidos, bóvidos y los camélidos sudamericanos. Sobre el extremo superior izquierdo del eje diagonal formado por este grupo, se hallan formas como *Litocranius* (Alcelaphini, ramoneador de altura) cuya mandíbula es muy grácil, con el *corpus mandibulae* extendido rostralmente y el *ramus mandibulae* orientado caudalmente (Figura V.16A). En el otro extremo de dicha nube se ubican formas como *Vicugna* (Camelidae, dieta intermedia) cuya mandíbula es más robusta y posee una *fossa masseterica* más desarrollada (Figura V.16A). Una transformación similar se observa la nube del extremo positivo del CP1, sobre el extremo superior izquierdo del cuadrante se ubica *Hylochoerus* (Suidae, omnívoro; Figura V.16C) hacia el extremo inferior derecho donde se ubica *Procavia* (Procaviidae, pastador) (Figura V.16D).

Los ungulados santacrucenses, se disponen de manera similar formando una nube paralela a la mencionada, pero desplazada a la izquierda, cuyo extremo superior está representado por los especímenes de *Theosodon* y el extremo inferior por los especímenes de *Interatherium* (Figura V.15C). Los interatéridos se ubican muy próximos al morfoespacio ocupado por *Procavia* (pastador), en particular los especímenes de *Protypotherium* comparten el mismo morfoespacio, mientras que los especímenes de *Interatherium* se ubican sobre valores más negativos del CP2. Los nesodontinos comparten el morfoespacio con los procávidos del género *Dendrohyrax* (ramoneador). De modo que los interatéridos y nesodontinos se encuentran más próximos entre sí que respecto a los otros ungulados santacrucenses. De los notoungulados, sólo el único espécimen de *Pachyrhinos* se ubica alejado del resto y más próximo al morfoespacio ocupado por *Astrapotherium*. Este último, se ubica en una pequeña región del morfoespacio desocupada, pero circunscripta por los camélidos del género *Camelus* (dieta intermedia), el cerdo facoquero *Phacochoerus* (pastador) y el cerdo babirusa *Babirusa* (omnívoro). Entre los Litopterna, *Theosodon* ocupa el mismo el morfoespacio que los tragúlidos del género *Hyemoschus* (ramoneadores) y camélidos del género *Camelus*, con valores positivos del CP1 y CP2. Los proterotéridos se ubican en espacio ocupado por los rinocerontes, sobre los valores neutros a negativos del CP2.

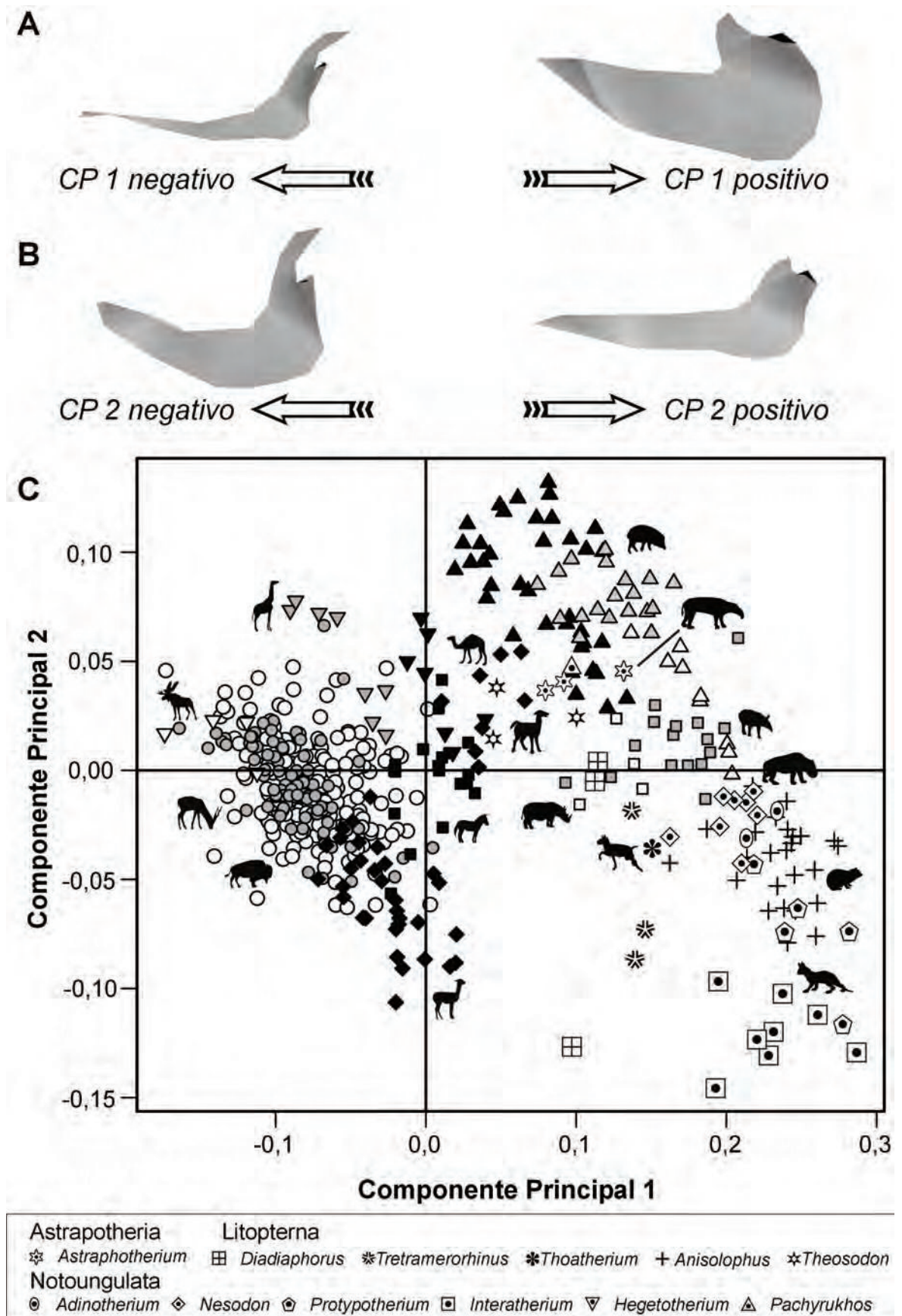


Figura V.15. Análisis de Componentes Principales de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles). *Continúa en página siguiente.*

Figura V.15. (Página anterior) Análisis de Componentes Principales de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles). **A.** Formas del extremo negativo (izquierda, Bovidae) y positivo (derecha, Hyracoidea) del Componente Principal 1; **B.** Formas del extremo negativo (izquierda, Camelidae) y positivo (derecha, Suidae) del Componente Principal 2; **C.** Distribución de los taxones en el morfoespacio definido por CP1 y CP2. Símbolos mamíferos actuales: cruz – Hyracoidea; cuadrados – Perissodactyla (negro – Equidae; gris – Tapiridae; blanco – Rhinocerotidae); triángulos blancos – Hippopotamidae; triángulos negros – Suina; triángulos invertidos – Tragulidae; triángulos invertidos negros – Antilocapridae; triángulos invertidos grises – Giraffidae; rombos negros – Camelidae; círculos blancos – Bovidae; discos grises – Cervidae.

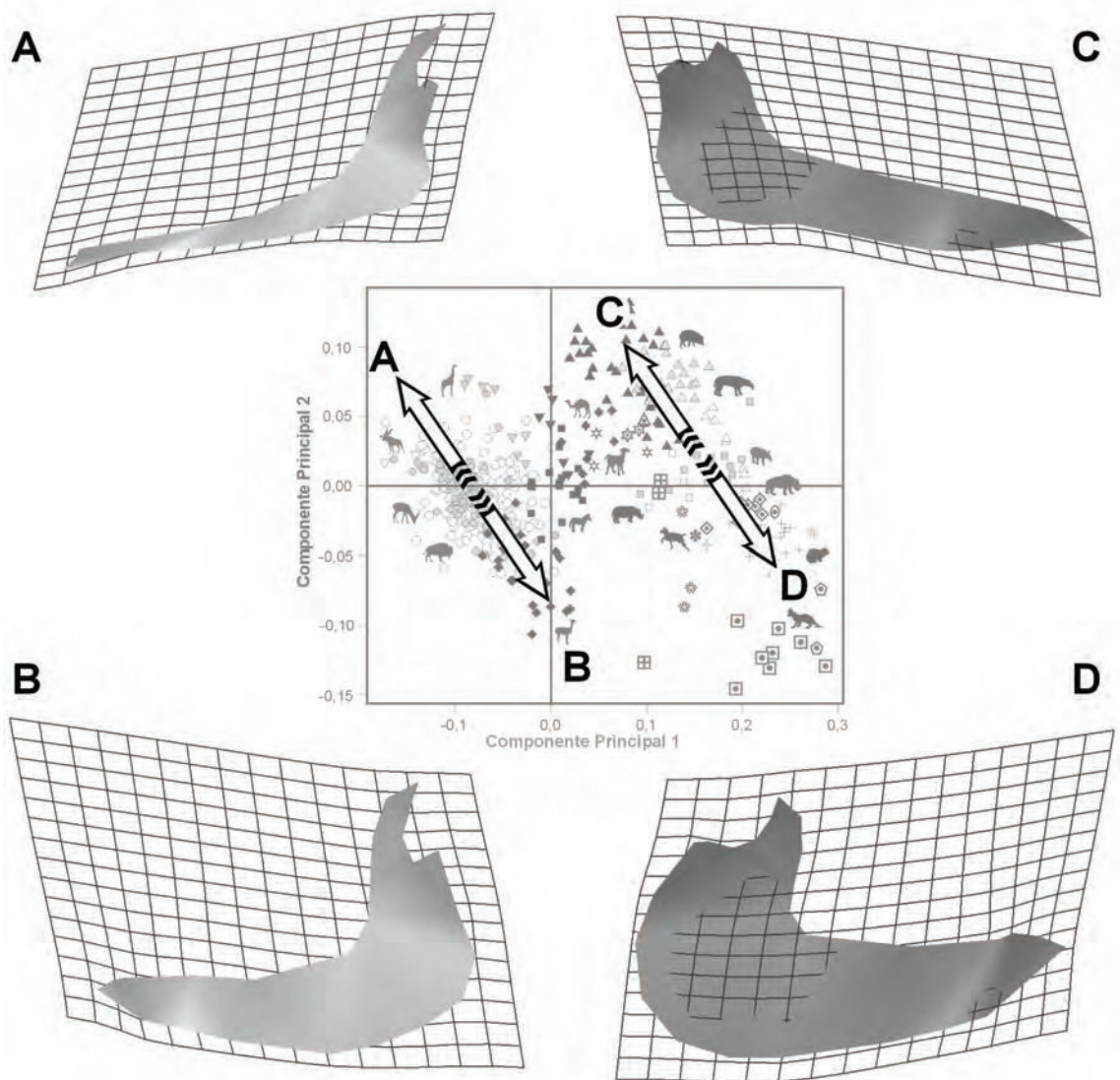


Figura V.16. Grillas de deformación en el morfoespacio del CP1 y CP2 del ACP de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles). **A.** hacia *Litocranius*; **B.** hacia *Vicugna* **C.** hacia *Hylochoerus* y **D.** hacia *Procapra*.

Las grillas de deformación de las transformaciones siguiendo la misma trayectoria en diagonal en el morfoespacio de CP1 y CP2 para los ungulados santacrucenses desde el extremo superior izquierdo (*Theosodon*) hasta el extremo inferior derecho (*Interatherium*) se muestra en la Figura V.17. Las transformaciones son muy similares a las ejemplificadas en los ungulados actuales (Figura V.16).

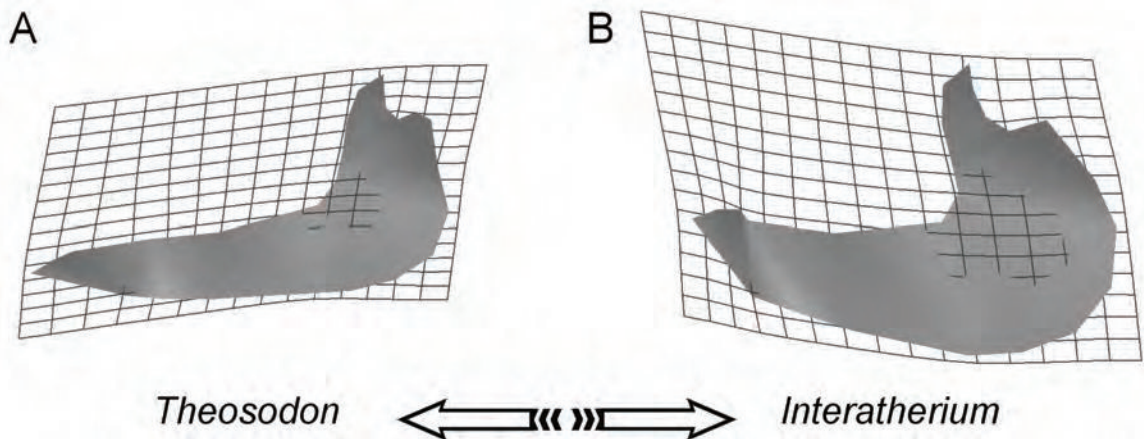


Figura V.17. Grillas de deformación en el morfoespacio definido por CP1 y CP2 del ACP de mandíbula para todo el conjunto (actuales + fósiles). **A.** hacia *Theosodon*; **B.** hacia *Interatherium*.

La relación de los CP obtenidos con el índice de hipsodoncia (IH) se calculó utilizando el consenso de las formas actuales al nivel de especie. Los resultados indican que el sólo el CP 2 posee un coeficiente de determinación superior a 0,3 (Tabla V.15) (que es ligeramente más alto cuando se consideran solo los especímenes actuales ~ 0,43), siendo su pendiente significativamente diferente de cero (Tabla V.15). De modo que la *forma* relacionada al extremo negativo de dicho componente se correlaciona con un alto IH. Mientras que la *forma* relacionada al extremo positivo del CP2 se corresponde con un IH más bajo. Sin embargo el IH sólo explica sólo un 35% (o un 43% en los actuales) de la variación de forma del CP 2 (Tabla V.15). Evaluando la posición de los ungulados santacrucenses respecto la línea de regresión puede observarse que todos los Litopterna, los nesodontinos entre los notoungulados y *Astrapotherium* se encuentran sobre el rango de dispersión de los ungulados actuales (Figura V.18). En cambio, los tipoterios se ubican por fuera del intervalo de confianza para la regresión. Entre ellos, los interatéridos poseen valores muy negativos del CP2 para su IH. Recuérdese que para *Pachyrhinos* no se pudo calcular el IH (véase Cáp. III Métodos); sin embargo, asumiendo un IH similar o superior a *Hegetotherium* (véase los

valores de Reguero *et al.* 2010 quienes calcularon el IH usando el largo en lugar del ancho del m3) se ubicaría por encima de intervalo de confianza para la regresión.

Tabla V.15. Resumen de estadísticos descriptivos para las regresiones simples obtenidas al utilizar el índice de hipsodondia (IH) como variable independiente y cada uno de los componentes principales del ACP de mandíbula como variable dependiente.

Comp.	R^2	Ordenada al origen				Pendiente			
		valor	error est.	t	p	valor	error est.	t	p
CP 1	0,038	0,043	0,022	1,924	0,057	-0,014	0,007	-2,177	0,031
CP 2	0,349	0,048	0,007	7,084	<0,001	-0,016	0,002	-8,015	<0,001
CP 3	0,169	0,028	0,007	4,368	<0,001	-0,009	0,002	-4,942	<0,001
CP 4	0,011	-0,006	0,006	-1,036	0,302	0,002	0,002	1,172	0,243
CP 5	0,003	-0,003	0,005	-0,518	0,605	0,001	0,002	0,586	0,559
CP 6	<0,001	-0,001	0,004	-0,131	0,896	~ 0	0,001	0,148	0,882
CP 2*	0,432	0,049	0,006	8,304	<0,001	-0,015	0,002	-8,634	<0,001

Abreviaturas: Comp – componentes principales; error est. – error estándar del estimado; R^2 – coeficiente de determinación. t valores de la prueba de t de *Student* para los parámetros estimados con 120 grados de libertad. En **negrita** valores de t significativos al nivel de significación del 0,05 ($p < 0,0001$) y $R^2 > 0,3$. Asterisco (*) Regresión sin los especímenes fósiles en el set de datos con 98 grados de libertad.

Ungulados Santacrucenses

En el análisis de componentes principales del espacio tangente considerando solamente a los ungulados santacrucenses los 6 primeros CP permiten explicar el 85% de la varianza total (Tabla V.16).

Tabla V.16. Análisis de componentes principales de la mandíbula para los ungulados santacrucenses.

Componente	Autovector	Varianza%	Var. Acumulada%
CP 1	0,00864	45,99	45,99
CP 2	0,00265	14,09	60,09
CP 3	0,00203	10,82	70,92
CP 4	0,00133	70,68	77,98
CP 5	0,00071	37,80	81,76
CP 6	0,000575	30,61	84,83

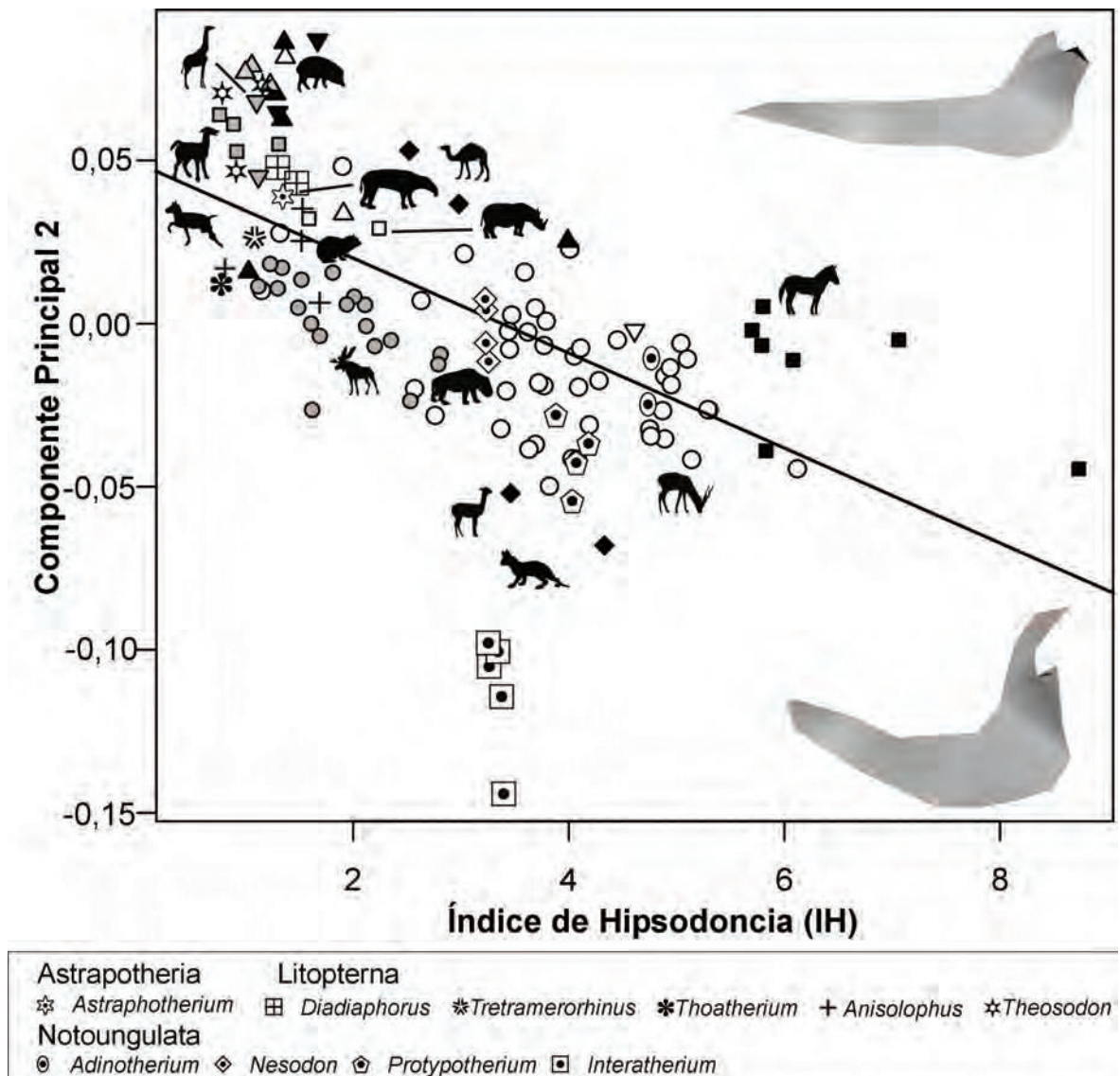


Figura V.18. Regresión del índice de Hipsodontia (IH) contra el componente principal 2. Símbolos mamíferos actuales: cruz – Hyracoidea; cuadrados – Perissodactyla (negro – Equidae; gris – Tapiridae; blanco – Rhinocerotidae); triángulos blancos – Hippopotamidae; triángulos negros – Suina; triángulos invertidos – Tragulidae; triángulos invertidos negros – Antilocapridae; triángulos invertidos grises – Giraffidae; rombos negros – Camelidae; círculos blancos – Bovidae; discos grises – Cervidae.

El primer componente da cuenta del 45% de la varianza total, mientras el CP2 y CP3 dan cuenta del 15% y 10 % respectivamente. Así, entre los tres se alcanza más del 70 % de la varianza acumulada. El cambio de *forma* representado en el primer componente principal en línea general, va desde una mandíbula con el *corpus mandibulae* recto, alargado y bajo en el extremo negativo, a una mandíbula con *corpus mandibulae* curvo, corto y alto en el extremo positivo (Figura V.19A). Sobre el extremo negativo se diferencian bien ambas partes de la

mandíbula, el *corpus mandibulae* es muy horizontal y la sínfisis mandibular se extiende caudalmente. El *processus condylaris* se ubica muy por arriba del plano oclusal, de modo que el m3 se aleja del pivot. En cambio, sobre el extremo positivo las dos subunidades (*corpus* y *ramus mandibulae*) no están bien diferenciadas y la sínfisis mandibular es más vertical. El *processus condylaris* se aproxima al plano oclusal, de modo que el m3 está más cerca del pivot (Figura V.19A).

El segundo componente da cuenta de un 15% de la variación total, un valor proporcionalmente bajo en relación al primero. La variación de *forma* asociada al CP2 está asociada principalmente al ensanchamiento de la *pars incisiva* del *corpus mandibulae* en la región rostral, y la altura del *processus coronoideus* (Figura V.19B). Sobre el extremo negativo del CP2 la mandíbula tiene la región anterior ensanchada, el borde mesial del canino se desplaza rostralmente por encima del último incisivo y los *alveolis dentalis* de los incisivos se disponen por encima del plano oclusal. El *processus coronoideus* es ancho pero bajo. El *angulus mandibulae* es muy amplio, con una *fossa masseterica* muy marcada. En cambio, sobre el extremo positivo, la *pars incisiva* del *corpus mandibulae* es más estrecha y los *alveolis dentalis* de los incisivos se disponen sobre el plano oclusal. El *processus coronoideus* es ancho, alto y curvado, aspecto que se hace más evidente por un *processus condylaris* más bajo respecto al plano oclusal (Figura V.19B).

La distribución de los ungulados santacrucenses en el morfoespacio definido por el CP1 y CP2 se muestra en la Figura V.19C. Entre los notoungulados, con la excepción de *Pachyrukhos*, todos los tipoterios se disponen sobre el lado positivo del CP1 y CP2. *Pachyrukhos* se ubica sobre el lado negativo del CP1, con un valor negativo muy cercano al cero del CP2. Los nesodontinos, *Adinotherium* y *Nesodon*, se hallan alrededor del cero del CP1, pero con valores muy negativos para el CP2. Con la salvedad hecha para *Pachyrukhos*, sólo los nesodontinos ocupan la región negativa del CP2.

Entre los Litopterna, los especímenes de proterotéridos se ubican casi paralelos al CP1 sobre el lado negativo. En cambio, los especímenes de *Theosodon* se disponen en la región superior izquierda del segundo cuadrante. Entre los especímenes de proterotéridos y *Theosodon* se ubican los tres especímenes de *Astrapotherium*. Considerando el conjunto formado por todos los Litopterna, Astrapotheria y los Nesodontinae, se observa una nube de puntos oblicua cuyos extremos van desde *Theosodon* en el borde superior izquierdo, a *Nesodon* en el borde inferior derecho (Figura V.19C). Sobre esta línea que cruza la nube, la

transformación de *forma* va desde una mandíbula grácil en *Theosodon* a una más robusta en *Nesodon* (Figura V.20). En el primero se observa una sínfisis mandibular alargada rostro-caudalmente y de contorno redondeado. El *corpus mandibulae* se arquea hacia el plano sagital en la *pars molaris* de modo que ambas hemimandíbulas se dispondrían más paralelamente. El *processus coronoideus* se eleva por sobre el *processus condylaris* y el *angulus mandibulae* se proyecta caudalmente por detrás del mismo (Figura V.20A). En *Nesodon* la sínfisis mandibular es vertical y la *pars incisiva* se ensancha lateralmente y se comprime por detrás del canino. El *ramus mandibulae* se desplaza lateralmente respecto a la sínfisis, de modo que ambas hemimandíbulas se disponen en ángulo agudo entre sí. El *processus coronoideus* se deprime sobre el *processus condylaris* y el *angulus mandibulae* no se extiende caudalmente mucho más allá del mismo (Figura V.20C).

Sobre el CP3 (10 %) la variación el principal de la variación de la *forma* se debe a la presencia del diastema entre canino y premolares (Figura V.21A). Sobre el lado negativo la *forma* de la mandíbula carece de diastema, a la vez que la sínfisis mandibular se continúa con el *margo ventralis* de la *pars molaris* y el *angulus mandibulae* extendido ventro-caudalmente. Del lado positivo se caracteriza por un diastema largo, la sínfisis mandibular formando un ángulo con el *margo ventralis* de la *pars molaris* y el *angulus mandibulae* no muy extendido.

En el morfoespacio definido por el CP3 y CP4 los tres especímenes de *Astrapotherium*, con un extenso diastema, se separan sobre el primer cuadrante en la esquina superior derecha (Figura V.21B). El resto de los ungulados santacrucenses se disponen en el extremo inferior izquierdo. *Pachyrukhos*, que también posee diastema, se sitúa sobre el origen.

Figura V.19. (Página siguiente). Análisis de Componentes Principales de Mandíbula. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. **A.** Formas del extremo negativo y positivo (vista lateral) del Componente Principal 1; **B.** Formas del extremo negativo y positivo (vista lateral) del Componente Principal 2; **C.** Distribución de los taxones en el morfoespacio definido por CP1 y CP2.

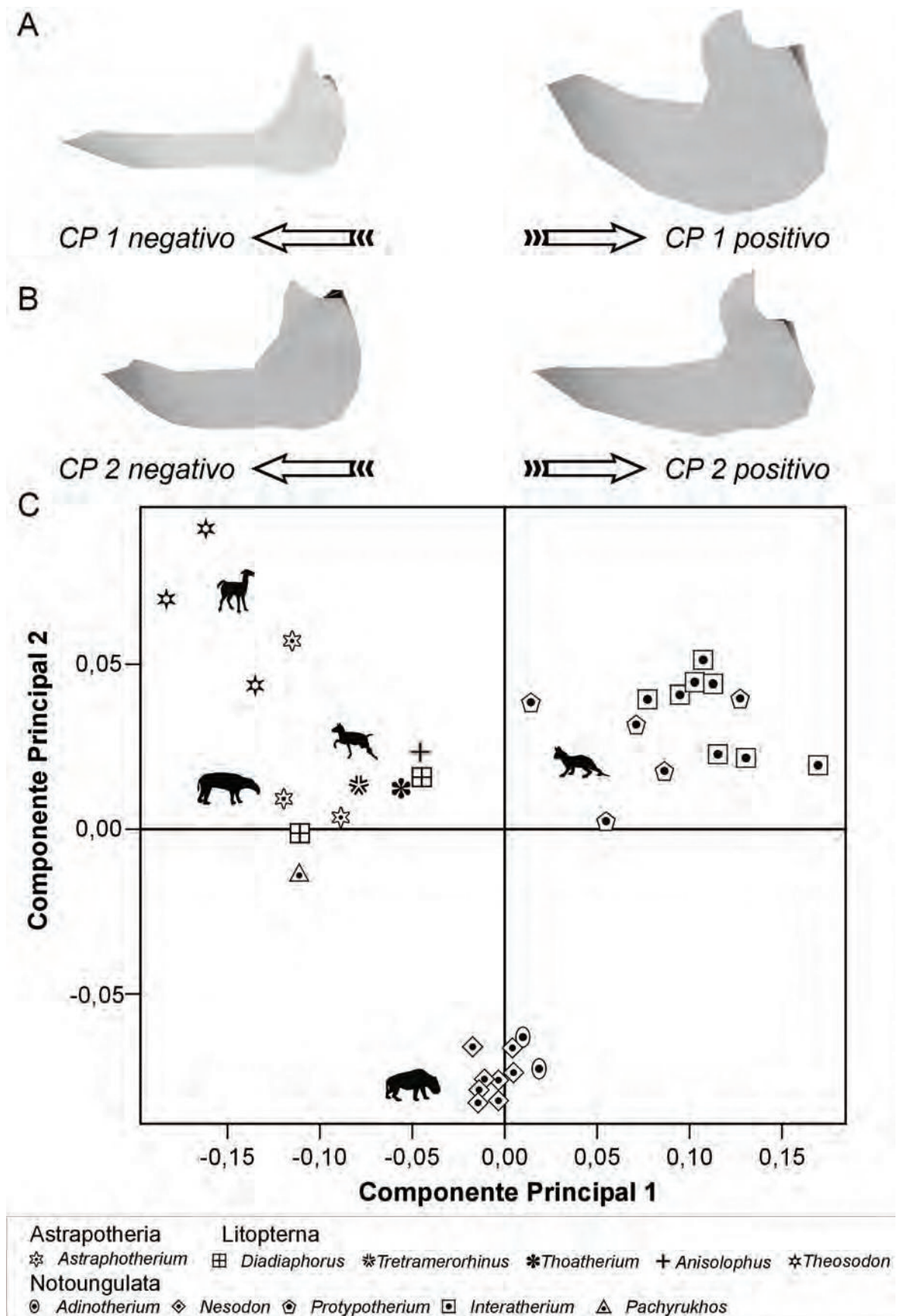


Figura V.19. Análisis de Componentes Principales de Mandíbula. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. **Leyenda completa en página anterior.**

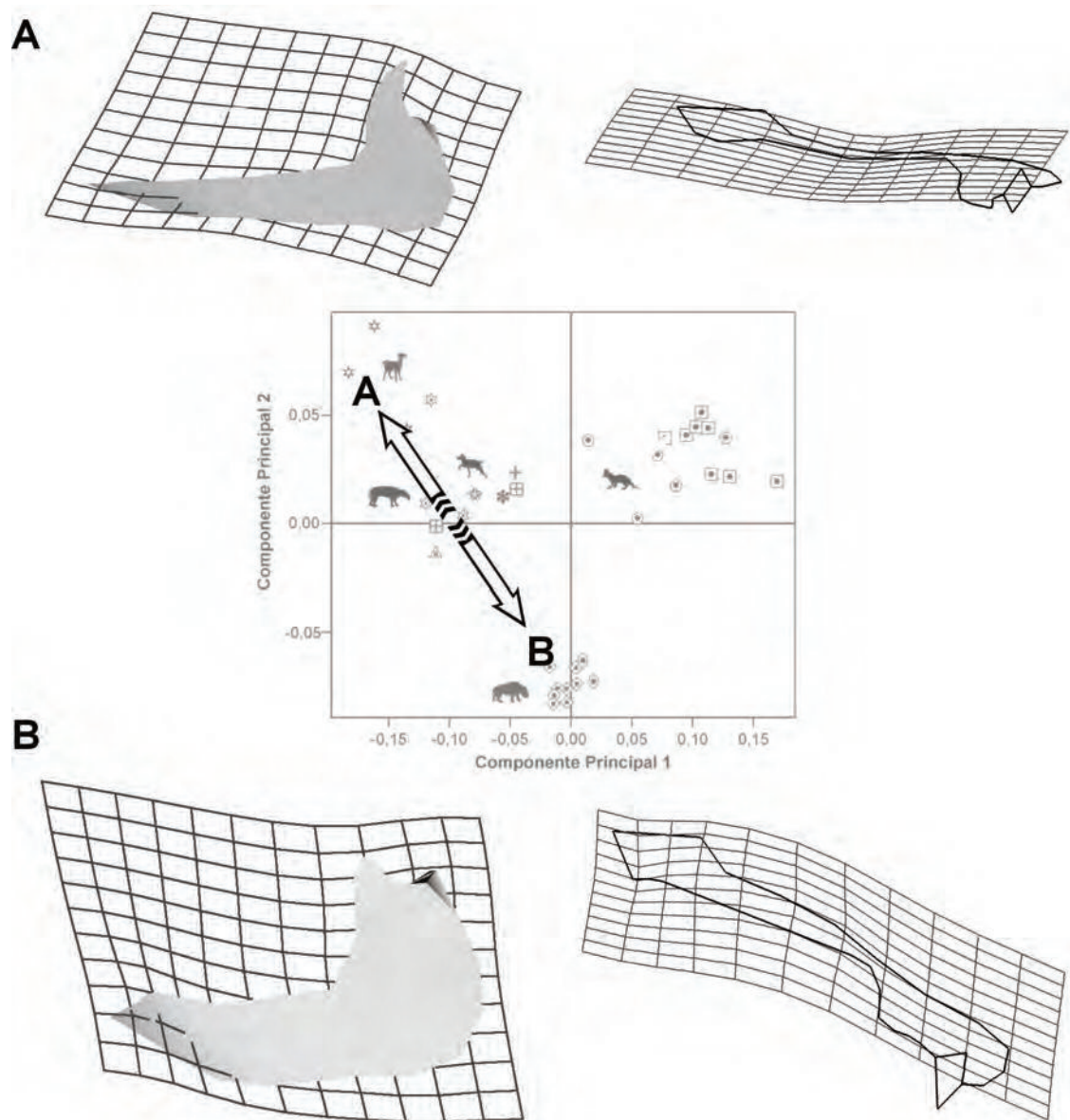


Figura V.20. Grillas de deformación en el morfoespacio definido por CP1 y CP2 del ACP de mandíbula para los ungulados santacrucenses. **A.** hacia Theosodon; **B.** hacia Nesodon.

Figura V.21. (Página siguiente). Análisis de Componentes Principales de Mandíbula. Sólo especímenes de ungulados santacrucenses. **A.** Formas del extremo negativo y positivo (vista lateral) del Componente Principal 3; **B.** Distribución de los taxa sobre el morfoespacio definido por los CP3 y CP4.

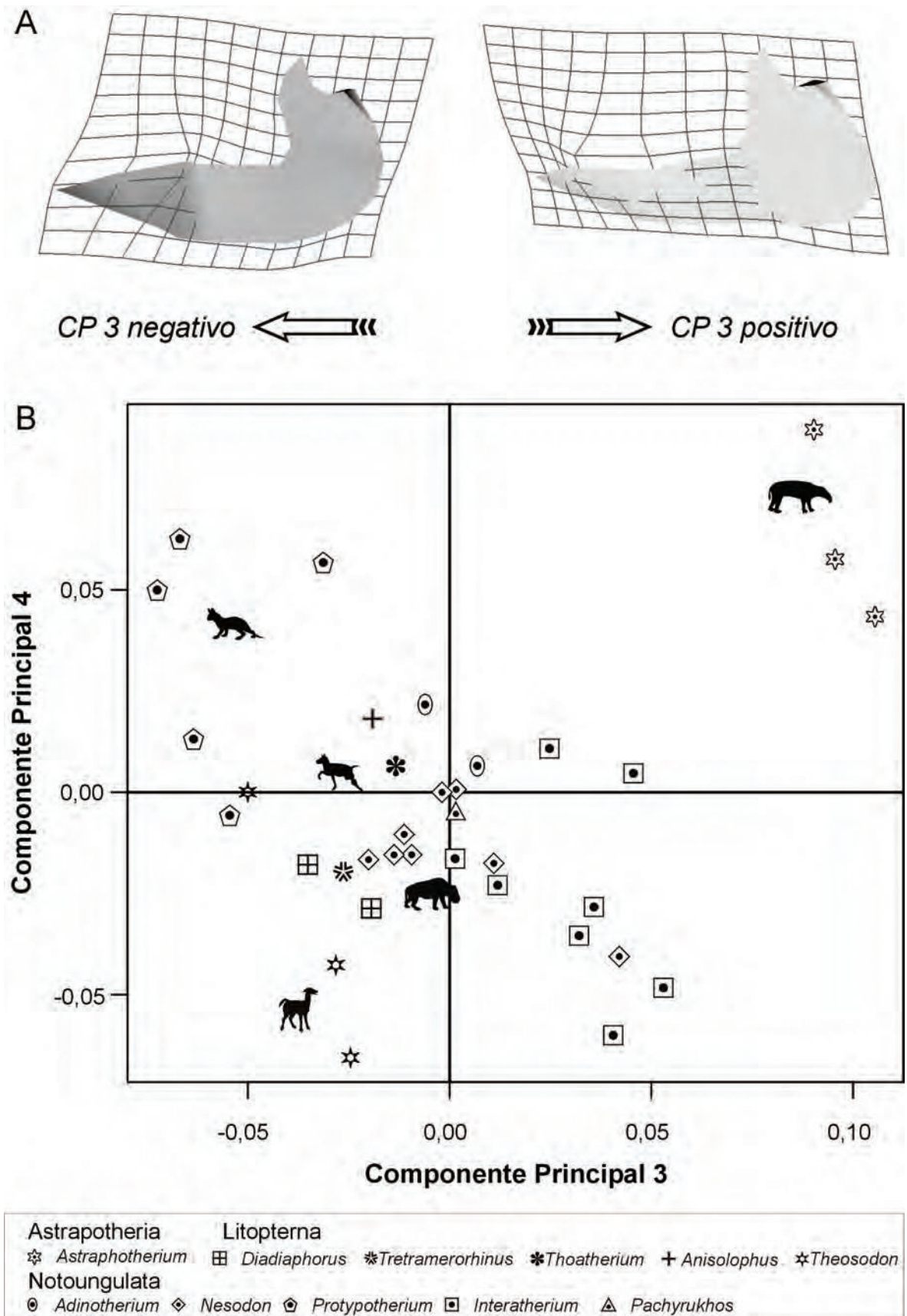


Figura V.21. Análisis de Componentes Principales de Mandíbula. Sólo especímenes de ungulados santacruceses. Morfoespacio definido por CP3 y CP4. **Leyenda completa en página anterior.**

V.4. MECÁNICA MANDIBULAR

La submuestra de ungulados santacrucenses quedó constituida por un total de 25 especímenes. Los brazos de palanca obtenidos para cada músculo considerado y los puntos donde se evalúan las fuerzas de salida por espécimen se listan en el Apéndice IX. Entre las especies vivientes, excepto por el camello, todos los herbívoros tienen el brazo de palanca del *m. masseter* mayor que del *m. temporalis* (Tabla V.17). Entre los herbívoros, el caballo y el huemul poseen el brazo de palanca del *m. temporalis* de aproximadamente la mitad del *m. masseter*. Aunque menor que el *m. masseter*, otros herbívoros, como camélidos y tapires, presentan una gran componente del *m. temporalis* (Tabla V.17). El jabalí, de dieta omnívora, alcanza relaciones de 1,25 entre ambos brazos de palanca. Entre los carnívoros, el aguará guazú posee la mayor relación entre estos músculos siendo el brazo de palanca del *m. temporalis* 1,3 veces la del *m. masseter* mientras que en el puma son similares (Tabla V.17).

Entre los ungulados santacrucenses *Pachyruckos moyani* presenta la misma relación de palancas que el caballo y el huemul. Resulta notable que los especímenes de *Adinotherium ovinum*, dos de *Interatherium robustum* y los dos especímenes de *Protypotherium australe* superen a los camélidos y tapires, ambos herbívoros, con una gran componente del *m. temporalis* e incluso al jabalí, de dieta omnívora, y con ambos brazos de palanca iguales. Sorprendentemente, la relación de los brazos de palanca en estos ungulados santacrucenses se aproxima más a la configuración de algunos carnívoros (particularmente el aguará guazú). Esto mismo sucede en líneas generales con el resto de los ungulados santacrucenses considerados (*Astrapotherium*, *Theosodon*, *Diadiaphorus*, *Tetramerorhinus*, *Nesodon*; Tabla V.17).

Los promedios de las relaciones entre los brazos de palanca de entrada (músculos) vs los de salida (puntos de mordida) por espécimen se listan en el Apéndice X y los valores medios para cada género se listan en la Tabla V.18. Los valores más bajos indican mejor ventaja mecánica para la velocidad, entre tanto que los valores más altos se interpretan como mejor ventaja mecánica para la fuerza.

Las relaciones de los brazos de palanca para el *m. masseter* en el extremo de la mandíbula tienen el valor más bajo en *Theosodon* (0,17) y apenas superior en el aguará guazú, el dromedario y el jabalí (~0,18). *Diadiaphorus* y *Astrapotherium* poseen valores apenas por debajo del huemul (0,21) y el resto de los ungulados santacrucenses valores entre éste y el guanaco (0,28). El puma muestra el valor más alto indicativo de mayor ventaja mecánica para la fuerza (0,31). A la altura del primer premolar se observa un patrón muy similar al descripto

previamente. El valor más bajo está expresado en *Theosodon* (~0,21) -muy similar al del aguará guazú- y los más altos en los perisodáctilos, el puma y el guanaco (de 0,39 a 0,44). Presentan un patrón diferente el huemul y *Astrapotherium* (0,33 y 0,35 respectivamente) muy similar a *Pachyrukhos* y por sobre el resto de los notoungulados. En el contacto entre el último premolar y el primer molar se observa un patrón muy similar al punto del primer premolar, con la excepción de *Astrapotherium* que presenta un valor intermedio entre *Interatherium* y *Nesodon* (0,41 y 0,39 respectivamente). A la altura del último molar, el valor más bajo lo tiene el aguará guazú (0,52). Los interatéridos presentan valores aproximadamente iguales al puma y el dromedario (~0,66). El resto de los ungulados santacrucenses muestran valores superiores, pero menores a los herbívoros actuales (perisodáctilos, guanaco y huemul [1,18; 0,86]), expresando los valores más altos *Pachyrukhos* y *Astrapotherium* (~0,78) y los más bajos *Diadiaphorus* y *Adinotherium* (~0,7).

Las relaciones de los brazos de palanca del *m. temporalis* (Tabla V.18) en el extremo de la mandíbula para las especies vivientes es mayor en los carnívoros (puma 0,27 y aguará guazú 0,23) y menor en los herbívoros, obteniéndose el valor más bajo en el huemul (0,12) y valores intermedios en los camélidos (0,19). Entre los ungulados santacrucenses *Pachyrukhos* posee un valor similar al huemul y los Litopterna y *Astrapotherium* en torno a los valores observados en los camélidos, siendo menor para *Theosodon* (0,17) y mayor para *Tetramerorhinus* (0,2). Resulta llamativo que los notoungulados (con la excepción de *Pachyrukhos*) alcancen todos valores superiores a los carnívoros. El valor más bajo, y similar al del puma, lo registra *Interatherium* (0,27) y el más alto (aproximadamente 0,3) *Adinotherium*. A la altura del primer premolar el valor más bajo se observa en *Pachyrukhos* (0,18), muy similar al del jabalí y el huemul. Los Litopterna poseen valores intermedios entre el caballo (0,2) y el dromedario (0,25) y *Astrapotherium* y *Nesodon* muy similar al tapir (0,33). Los interatéridos y *Adinotherium* poseen valores por encima de 0,34, mayor que el puma. En el punto de contacto entre el último premolar y primer molar *Pachyrukhos* posee el valor más bajo (0,23) justo por debajo de los herbívoros (0,25 del huemul), los Litopterna y *Astrapotherium* se ubican con valores alrededor de 0,35 (similar al dromedario). El tapir y los carnívoros poseen valores alrededor de 0,46 pero son superados por *Adinotherium* e *Interatherium* con el valor más alto de 0,5. Sobre el último molar el valor más bajo lo expresa *Pachyrukhos* (0,4); los Litopterna y *Astrapotherium* se ubican con valores cercanos al dromedario (0,73). El tapir posee el valor más alto de 0,95 y justo por debajo de él se ubican el resto de los notoungulados con *Adinotherium* e *Interatherium* presentando los valores más altos y bajos de ellos (0,86 y 0,8 respectivamente).

Tabla V.17. Estadísticos descriptivos [Media \pm *desvío estándar* (*n*)] de los brazos de palanca (en milímetros) para las fuerzas de entrada proporcionada por los músculos masticatorios y las fuerzas de salida (mordida) en distintos puntos de la mandíbula.

Gênero		<i>M. masseter</i>	<i>M. temporalis</i>	infradentale	primer premolar	premolar /molar	último molar
<i>Astrapotherium</i>	(2)	88,537 $\pm 15,438$	84,300 $\pm 16,770$	432,322 $\pm 56,354$	252,075 $\pm 41,708$	224,656 $\pm 46,193$	113,744 $\pm 6,564$
<i>Diadiaphorus</i>	(4)	38,194 $\pm 4,485$	37,550 $\pm 5,765$	187,325 $\pm 6,825$	166,822 $\pm 5,130$	106,461 $\pm 2,841$	55,220 $\pm 5,731$
<i>Tetramerorhinus</i>	(1)	34,772	31,210	150,901	128,956	83,915	47,412
<i>Theosodon</i>	(2)	40,847 $\pm 2,852$	40,684 $\pm 8,309$	235,001 $\pm 13,953$	197,941 $\pm 9,337$	124,959 $\pm 10,270$	57,961 $\pm 10,132$
<i>Adinotherium</i>	(3)	45,042 $\pm 4,411$	54,734 $\pm 6,031$	186,611 $\pm 17,754$	153,085 $\pm 18,214$	110,847 $\pm 15,121$	63,723 $\pm 3,309$
<i>Nesodon</i>	(4)	90,108 $\pm 9,095$	98,517 $\pm 20,025$	348,412 $\pm 26,708$	297,935 $\pm 24,819$	237,035 $\pm 25,395$	123,473 $\pm 15,904$
<i>Protypotherium</i>	(3)	16,485 $\pm 2,007$	20,155 $\pm 4,917$	75,640 $\pm 8,154$	62,094 $\pm 6,112$	45,553 $\pm 7,598$	25,160 $\pm 3,021$
<i>Interatherium</i>	(5)	13,177 $\pm 2,866$	16,111 $\pm 1,230$	59,113 $\pm 5,197$	44,439 $\pm 4,595$	32,950 $\pm 4,742$	20,125 $\pm 2,292$
<i>Pachyrukhos</i>	(1)	16,118	8,242	60,621	46,070	35,357	20,609
<i>Chrysocyon</i>	(1)	30,306	39,422	172,513	132,494	79,629	58,958
<i>Puma</i>	(1)	44,975	39,043	138,990	102,222	64,605	62,767
<i>Hippocamelus</i>	(1)	49,589	28,375	232,277	138,933	101,294	56,609
<i>Camelus</i>	(1)	70,995	76,494	378,543	289,896	184,646	88,146
<i>Lama</i>	(1)	65,219	42,028	242,890	144,349	125,494	64,346
<i>Sus</i>	(1)	50,148	37,943	297,257	193,707	143,735	80,026
<i>Equus</i>	(1)	125,506	65,746	450,010	321,065	224,809	140,132
<i>Tapirus</i>	(1)	75,864	61,265	285,885	193,457	122,558	64,897

Las relaciones de los brazos de palanca a los distintos puntos de mordida considerando la suma de ambos músculos se listan en la Tabla V.18. Sobre el extremo de la mandíbula, y dentro de las especies actuales, el puma posee el valor más alto ($\sim 0,6$), mientras que el jabalí posee el valor más bajo, siendo casi la mitad el anterior ($\sim 0,3$). De las formas herbívoras el tapir posee el valor más alto (aproximadamente 0,5), mientras que el guanaco y el caballo poseen valores apenas por debajo (0,46 y 0,43 respectivamente). El huemul posee el valor más bajo ($\sim 0,33$) pero es superior al del jabalí. El dromedario y el aguará guazú, a pesar de sus diferentes estrategias alimentarias, poseen valores similares ($\sim 0,4$). Dentro de los ungulados santacrucenses, los notoungulados *Adinotherium* y *Nesodon* poseen valores muy similares al del puma (0,54). De los tipoterios, *Pachyrukhos* posee valores similares al del

dromedario, *Interatherium* y *Protypotherium* apenas superior al del guanaco (~0,48). Entre los Litopterna, *Tetramerorhinus* presenta el valor más alto, similar al caballo (~0,43), *Diadiaphorus* un valor más próximo al del dromedario (~0,4) y *Theosodon* el más bajo, incluso que el resto de los ungulados considerados (0,33). *Astrapotherium*, en cambio, muestra valores similares al del dromedario (~0,4).

Tabla V.18. Relaciones de brazos de palanca entre fuerza de entrada proporcionada por los músculos y las fuerzas de salida (mordida) en distintos puntos de la mandíbula.

Genero	<i>M. masseter</i>				<i>M. temporalis</i>				<i>M. masseter + M. temporalis</i>			
	infradentale	primer premolar	premolar molar	último molar	infradentale	primer premolar	premolar molar	último molar	infradentale	primer premolar	premolar molar	último molar
<i>Astrapotherium</i>	0,204	0,351	0,395	0,776	0,194	0,333	0,376	0,738	0,398	0,684	0,771	1,514
<i>Diadiaphorus</i>	0,204	0,229	0,359	0,703	0,201	0,225	0,353	0,687	0,405	0,454	0,712	1,390
<i>Tetramerorhinus</i>	0,230	0,270	0,414	0,733	0,207	0,242	0,372	0,658	0,437	0,512	0,786	1,392
<i>Theosodon</i>	0,174	0,206	0,327	0,711	0,172	0,205	0,324	0,700	0,346	0,411	0,651	1,411
<i>Adinotherium</i>	0,242	0,296	0,410	0,706	0,296	0,363	0,503	0,864	0,538	0,659	0,913	1,569
<i>Nesodon</i>	0,260	0,305	0,385	0,741	0,281	0,329	0,415	0,799	0,541	0,634	0,800	1,540
<i>Protypotherium</i>	0,218	0,268	0,351	0,654	0,283	0,347	0,455	0,848	0,482	0,588	0,803	1,452
<i>Interatherium</i>	0,228	0,302	0,405	0,663	0,275	0,364	0,492	0,798	0,495	0,659	0,893	1,456
<i>Pachyrhukhos</i>	0,266	0,350	0,456	0,782	0,136	0,179	0,233	0,400	0,402	0,529	0,689	1,182
<i>Chrysocyon</i>	0,181	0,213	0,323	0,524	0,235	0,277	0,420	0,681	0,415	0,490	0,743	1,205
<i>Puma</i>	0,313	0,398	0,529	0,671	0,272	0,345	0,460	0,583	0,585	0,743	0,989	1,254
<i>Hippocamelus</i>	0,211	0,331	0,439	0,858	0,121	0,189	0,251	0,491	0,331	0,520	0,691	1,349
<i>Camelus</i>	0,183	0,231	0,322	0,676	0,197	0,249	0,347	0,729	0,380	0,481	0,670	1,405
<i>Lama</i>	0,280	0,443	0,481	0,992	0,181	0,285	0,310	0,640	0,461	0,728	0,791	1,632
<i>Sus</i>	0,189	0,238	0,339	0,606	0,143	0,180	0,257	0,458	0,331	0,417	0,596	1,064
<i>Equus</i>	0,286	0,388	0,545	0,886	0,150	0,203	0,286	0,464	0,435	0,591	0,831	1,350
<i>Tapirus</i>	0,283	0,416	0,595	1,179	0,229	0,336	0,481	0,952	0,512	0,752	1,076	2,131

En cuanto a la relación de brazos de palancas sobre el primer premolar, entre las especies actuales, el puma y el tapir, poseen los valores más altos (0,75) y el jabalí posee el valor más bajo (0,42). El aguará guazú posee un valor muy bajo, aunque superior al del jabalí y muy similar al del dromedario (~0,5). Entre las formas herbívoras, el guanaco y el tapir poseen los valores más altos (0,72 y 0,75 respectivamente) mientras que el caballo y el huemul poseen valores más bajos apenas superiores al del aguará guazú (0,6 y 0,52 respectivamente). Entre los ungulados santacrucenses, todos los notoungulados muestran valores entre el guanaco y el caballo (0,72 y 0,58), excepto *Pachyrhucos* que posee un valor

muy próximo al del huemul ($\sim 0,52$). Entre los Litopterna *Tetramerorhinus* posee un valor muy próximo al del huemul, *Diadiaphorus* más próximo al del dromedario ($\sim 0,45$) y *Theosodon* registra el valor más bajo de todos los ungulados santacrucenses (0,41). Para el caso de *Astrapotherium*, se observa un valor próximo al del guanaco (0,71).

En la intersección entre los premolares y molares, se observan valores cercanos a uno en el puma y el tapir (0,99 y 1,07 respectivamente). Entre las formas herbívoras (sin contar al tapir) el caballo posee el valor más alto (0,83) y el dromedario el más bajo (0,67). Sin embargo, entre los mamíferos actuales el valor más bajo se observa en el jabalí. De los ungulados de santacrucenses, los notoungulados, con la excepción de *Pachyrukhos* presentan valores entre el tapir y el guanaco (1,1 y 0,8 respectivamente). *Pachyrukhos* registra el valor más bajo de todos los ungulados santacrucenses (0,72). Entre los Litopterna, *Tetramerorhinus* posee el valor más alto (0,78; similar al guanaco), mientras que *Diadiaphorus* y *Theosodon* valores próximos al dromedario (0,7 y 0,65 respectivamente). En *Astrapotherium* se observó un valor muy similar al del guanaco (0,77). Sobre el último molar, para todos los especímenes analizados se obtuvo un valor superior a uno. Entre las especies actuales, los herbívoros mostraron valores superiores al del único omnívoro (*Sus*) y los carnívoros. El valor más alto se obtuvo para el tapir (2,1), mientras que para el guanaco y el dromedario se obtuvieron valores muy similares ($\sim 1,5$) y los valores más bajos se observan en el caballo y el huemul (1,35). Entre los carnívoros, el puma posee un valor más alto (1,25) que el aguará guazú (1,2) mientras que para el jabalí se obtuvo un valor de ($\sim 1,1$). Entre los ungulados santacrucenses, para los notoungulados se obtuvo el valor más alto para *Adinotherium* y *Nesodon* ($\sim 1,5$) y el valor más bajo en *Pachyrukhos* (1,2), apenas superior al del jabalí. *Protypotherium* e *Interatherium* mostraron valores intermedios a los antes mencionados ($\sim 1,45$). Todos los Litopterna poseen valores bajos ($\sim 1,4$) siendo sólo superiores al de *Pachyrukhos*. En *Astrapotherium* se obtuvo un valor similar al de los nesodontinos 1,5.

V.5. ÁREA OCLUSAL DENTARIA

Los valores de la superficie del área oclusal dentaria (OSA) obtenidos para especímenes de ungulados santacrucenses y los valores de la masa corporal utilizada para este análisis se listan en el Apéndice XI. En el mismo apéndice se reproducen los valores reportados en la base de datos de referencia (Vizcaíno *et al.* 2006b). .

Entre los notoungulados, el hegetotérico *Pachyrhinos* presenta un valor de OSA muy similar al del cávido *Pediolagus* de tamaño corporal comparable (OSA= 38,5 y 33,3 mm², respectivamente). Los interatéricos del género *Interatherium* poseen valores de OSA en torno a los 60 mm². En las especies más pequeñas del género *Protypotherium* (*P. praerutilum* y *P. attenuatum*) es aproximadamente 75 mm², comparable a los hiracoideos de tamaño similar o apenas por debajo (OSA ~ 77 mm²; Apéndice XI). Los especímenes de *P. australe* y *Hegotherium mirabile* poseen OSA de aproximadamente 125 y 130 mm², mayores a los reportados para la mara patagónica *Dolichotis patagonum* de masa corporal comparable (OSA ~ 90 mm²; Apéndice XI). Para los toxodóntidos no hay formas actuales morfológicamente comparables de tamaño corporal similar. Los especímenes de *Adinotherium* poseen valores de OSA entre 900 y 950 mm², mientras que *Nesodon* poseen valores de OSA ~ 4000 mm². Estos valores serían proporcionalmente equivalentes a la de un tapirido de tamaño comparable.

Entre los Litopterna, para el proterotérico más pequeño *Thoatherium* se obtuvieron valores de OSA de aproximadamente 750 mm², para *Tetramerorhinus* cercanos a los 700 mm² y para el proterotérico más grande *Diadiaphorus* valores en torno a los 1200 mm². Todos estos valores superan los reportados para los cérvidos de tamaño similar (Apéndice XI). Mientras que para *Theosodon*, los valores de OSA obtenidos van desde los 1200 hasta los 1800 mm² aproximadamente, similar y/o hasta mayor al reportado para el guanaco *Lama guanicoe* (OSA ~ 1200 mm²; Apéndice XI).

En los astrapoterios se pudo calcular el valor de OSA sólo para dos especímenes de *Astrapotherium magnum*, arrojando valores de 3000 y 4500 mm². En ambos casos los valores se encuentran en el rango de valores reportados para el rinoceronte indio *Rhinoceros unicornis* (2700 a 5000 mm²), aunque estos últimos pueden alcanzar mayor masa corporal que *Astrapotherium* (véase sección Masa corporal).

Todas las regresiones mediante SMA resultaron significativas con altos valores del coeficiente de correlación (R²). La mayoría arrojan valores mayores a 0,9 con la excepción de aquellas obtenidas para los Xenarthra, Perissodactyla, Litopterna y Protheroheriidae, cuyos valores se encuentran por debajo de dicho valor (Tabla V.20).

La regresión de los mamíferos herbívoros actuales (sin los ungulados santacrucenses), la del clado Meridiungulata y la del clado Notoungulata, presentan coeficientes alométricos (pendiente) significativamente mayores al valor de teórico esperado de 2/3. Por lo tanto OSA sigue una relación de crecimiento alométrico positivo con respecto al tamaño corporal (Tabla V.20). En cambio, los coeficientes de alometría obtenidos para las restantes regresiones (Xenarthra, Afrotheria, Glires, Euungulata, Perissodactyla, Artiodactyla, Paenungulata,

Litopterna, Protheriidae, Toxodontidae y Typotheria) no difieren significativamente del valor teórico de $2/3$, por lo tanto, OSA sigue una relación de crecimiento isométrico con respecto al tamaño corporal (Tabla V.20).

Tabla V.19. Resultados de la regresión para el área de superficie oclusal y la masa corporal transformadas a logaritmos.

Taxon	N° spp.	Rango de	n	R ²	F _(1, n-2)	ordenada ^a	Pendiente	Tend..	F _{iso(1, n-2)}	Residuos
Mammalia	51	0,084 - 4637	125	0,958	2826,86	1,448	0,716	+	15,152	X < G, Af, U
Xenarthra	7	1,175 - 8,41	26	0,613	37,99	1,277	0,705	iso	0,195	
Afrotheria	6	2,29 - 4637	18	0,982	876,26	1,581	0,684	iso	0,617	
Caviomorpha	8	0,084 - 50,07	22	0,924	243,15	1,566	0,656	iso	0,070	
"Euungulata"	30	12,00 - 3729	59	0,845	311,29	1,518	0,691	iso	0,476	A < P
† Meridiungulata	17	1,67 - 922	39	0,953	743,27	1,453	0,795	+	24,514	N < L
Perissodactyla	13	210 - 1637	22	0,632	34,31	2,112	0,516	iso	3,652	Tp < Eq
Artiodactyla	17	12,00 - 3727	37	0,937	518,30	1,594	0,621	iso	2,730	R = Hp < TI
Paenungulata	5	2,29 - 4637	17	0,990	1540,47	1,604	0,684	iso	0,990	
† Litopterna	7	14,74 - 158	12	0,694	22,70	2,074	0,526	iso	1,872	
† Notoungulata	9	1,67 - 738,6	25	0,991	2552,42	1,407	0,788	+	72,952	Tx = Ty
† Protheriidae	4	14,74 - 105,8	9	0,665	13,89	2,084	0,521	iso	1,286	
† Toxodontidae	2	85,78 - 738,6	8	0,971	197,86	1,393	0,793	iso	6,187	
† Typotheria	6	1,67 - 11,66	16	0,909	139,48	1,502	0,626	iso	0,601	In = Hg

Resultados de las regresiones del eje mayor estandarizado (SMA) para cada grupo. Los parámetros más comunes R², estimadores del coeficiente alométrico (pendiente) y de la constante de normalización (ordenada al origen) en **negrita**. El análisis de residuos expresa las diferencias significativas (p<0,001) entre los grupos.

^a constante de normalización (ordenada al origen). Debido al uso de los logaritmos implica que corta al eje x cuando la masa es 1 kg (no cero).

Abreviaturas: **Tend.** tendencia alométrica, (**iso**), isometría cuando **F_{iso}** (prueba F) fue no significativa con respecto al valor esperado de $2/3$ y $\alpha = 0.05$; (+) alometría positiva cuando **F_{iso}** (prueba F) fue significativamente superior al valor de $2/3$ y (-) cuando **F_{iso}** (prueba F) fue significativamente inferior al valor teórico de $2/3$.

A = Artiodactyla, Af = Afrotheria, C = Cingulata, Eq = Equidae, U = "Euungulata", G = Glires, Hg = Hegetotheriidae, Hp = Hippopotamidae, In = Interatheriidae, L = Litopterna, N = Notoungulata, P = Perissodactyla, R = Ruminantia, TI = Tylopoda, Tp = Tapiridae, Tx = Toxodontia, Ty = Typotheria, X = Xenarthra

La Figura V.22 muestra las relaciones entre OSA y la masa corporal de los grandes grupos de mamíferos y los ungulados santacrucenses. Puede observarse que, entre los notoungulados, los toxodóntidos se ubican por sobre la recta de regresión, a una distancia similar a la de los tapires (cuadrados grises). Los tipoterios se ubican justo por debajo o sobre la misma recta de regresión. En particular, el espécimen de *Pachyrhinos* posee una combinación de ambas variables muy similar a la del *Pediolagus* (disco negro), mientras que los especímenes de *Hegetotherium* y *Protypotherium* se ubican próximos a los ejemplares de *Dolichotis* (puntos negros). Los especímenes de *Interatherium*, por otro lado, se distribuyen de manera similar a los hiracoideos (cruces), en particular más cercanos a *Procavia*.

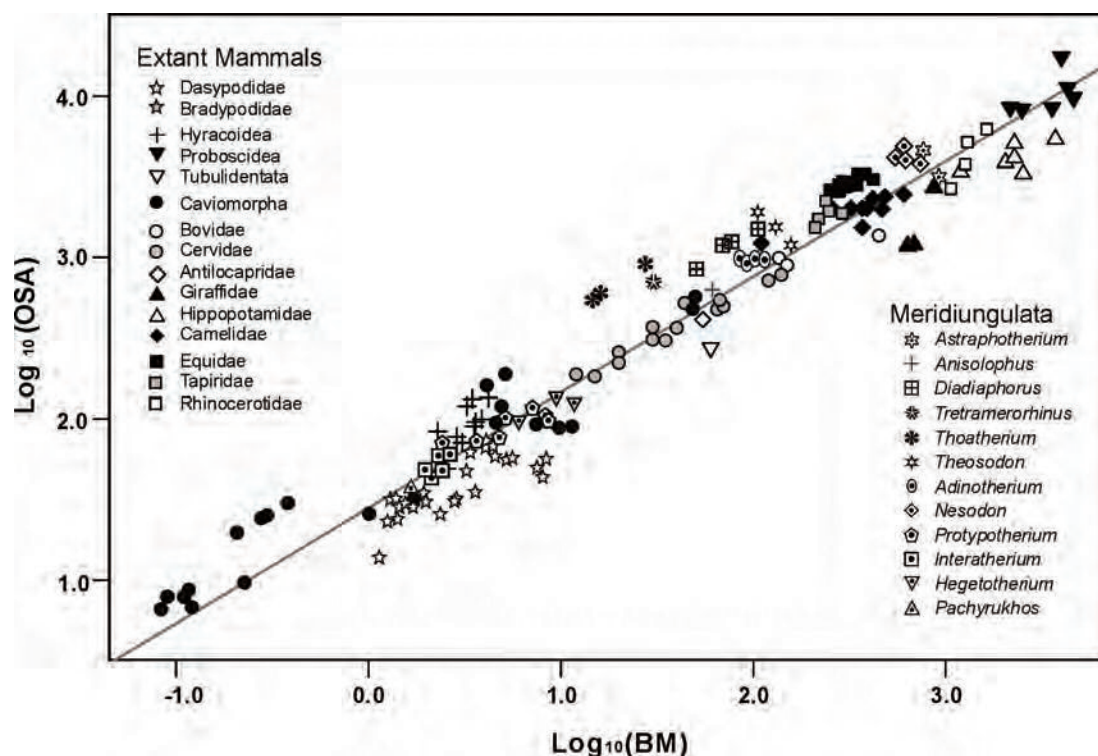


Figura V.22. Relación entre el logaritmo de OSA versus el logaritmo de la masa corporal. Línea ecuación de regresión SMA de Mammalia + Meridiungulata. Símbolos: cruces – Hyracoidea; cuadrados – Perissodactyla (negros – Equidae; grises – Tapiridae; blancos – Rhinocerotidae); triángulos blancos – Hippopotamidae; triángulos negros – Giraffidae; triángulos negros invertidos – Elephantidae; triángulos blancos invertidos – Tubulidentata; rombos blancos – Antilocapridae; rombos negros – Camelidae; círculos blancos – Bovidae; círculos grises – Cervidae; círculos negros – Rodentia; estrellas de cinco puntas grises – Bradypodidae; estrellas de cinco puntas blancas – Dasypodidae.

Entre los Litopterna, los proterotéridos se ubican por encima y bastante alejados de la recta de regresión, con valores de OSA superiores al de los cérvidos de tamaño similar y equivalente o incluso, proporcionalmente superior, al de los équidos. Para el caso de los macraquénidos, si bien todos se ubican por encima de la recta de regresión, la variación en el eje vertical es bastante pronunciada (Figura V.22).

Solo dos especímenes de *Astrapotherium* pueden observarse en la Figura V.22. Uno de ellos se ubica por sobre la recta de regresión muy próximo a los especímenes de *Nesodon*, mientras que el otro se encuentra por debajo de la recta muy próximo a la jirafa.

Los análisis de residuos realizados para las diferentes regresiones dieron cuenta de diferencias significativas entre diferentes grupos. En la regresión para todos los mamíferos, los xenartros presentan valores de OSA menores que los de los caviomorfos, afroterios y perisodáctilos (Tabla V.20 y V.21; Figura V.23A). En la regresión que incluye únicamente a

los “Ungulata” (Artiodactyla + Perissodactyla) los valores de OSA de los artiodáctilos son significativamente menores a los de los perisodáctilos de tamaño similar (Tabla V.20 y V.21; Figura V.23B). Entre los perisodáctilos, los équidos poseen valores significativamente mayores de OSA que los tapires de tamaño corporal equivalente (Figura V.23C). Entre los artiodáctilos, los rumiantes (Cervidae + Bovidae) poseen valores de OSA significativamente menores que los esperados para los Hippopotamidae y Camelidae de tamaño corporal comparable (Tabla V.20 y V.21).

Tabla V.20. Análisis de Residuos no paramétrico U de Mann-Whitney.

Taxón I vs Taxón II (Regresión)	Suma de Ranking		<i>U</i>	<i>Z</i>	valor <i>p</i>
	Taxon I (<i>n</i>)	Taxon II (<i>n</i>)			
Xenarthra vs Afrotheria (M)	380 (26)	610 (18)	29,0	-4,893	9,913E-07
Xenarthra vs Caviomorpha (M)	404 (26)	772 (22)	53,0	-4,821	1,428E-06
“Euungulata” vs Caviomorpha (M)	2259 (59)	1062 (22)	489,0	-1,699	0,0893 *
Perissodactyla vs Artiodactyla (U)	1012 (22)	758 (37)	55,0	5,518	3,44E-08
Tapiridae vs Equidae (P)	15 (5)	156 (13)	0,0	-3,204	1,357E-03
Ruminantia vs Tylopoda (A)	239 (21)	257 (10)	8,0	-4,099	4,150E-05
Ruminantia vs Hippopotamidae (A)	293 (21)	85 (6)	62,0	-0,058	0,9535 *
Litopterna vs Notoungulata (Mr)	341 (12)	362 (25)	37,0	3,666	2,462E-04
Toxodontia vs Typotheria (N)	129 (9)	196 (16)	60,0	0,679	0,49691 *
Interatheriidae vs Hegetotheriidae (T)	111 (12)	25 (4)	15,0	1,091	0,27509 *

Asteriscos (*) diferencias entre taxones significativamente no diferentes. Abreviaturas (M) Mammalia; (U) “Euungulata”; (P) Perissodactyla; (A) Artiodactyla; (Mr) Meridiungulata; (N) Notoungulata; (T) Typotheria.

Cuando se calcula la regresión para los “meridiungulados”, los notoungulados muestran OSA significativamente menor que la esperada para un Litopterna de tamaño equivalente (Figura V.24A). En cambio, cuando se evalúan la distribución de los residuos para las regresiones de notoungulados y tipoterios, no se observan diferencias significativas entre los taxones (Toxodontia *versus* Typotheria y Hegetotheriidae *versus* Interatheriidae respectivamente; Tabla V.20 y V.21; Figura V.24B-C).

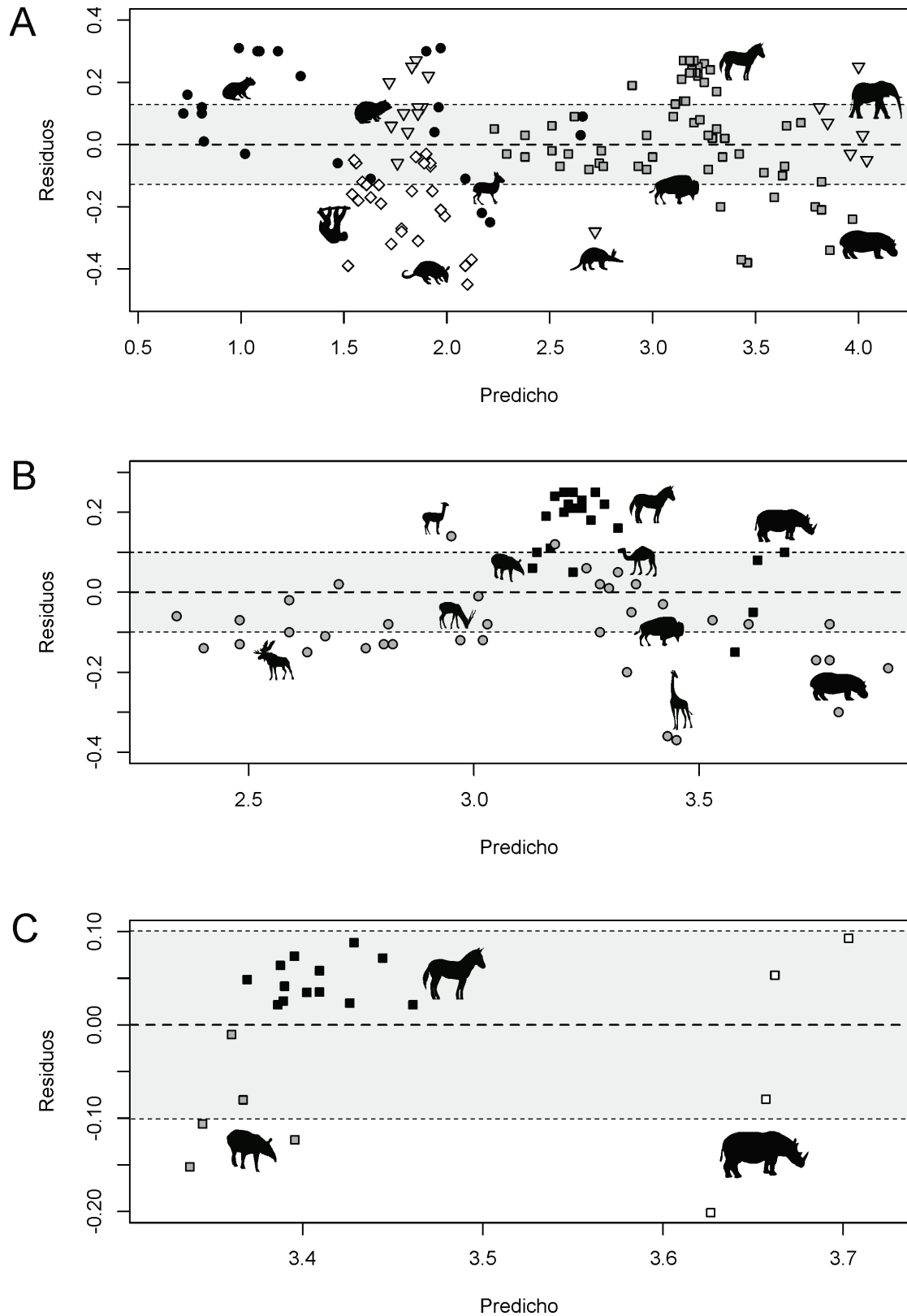


Figura V.23. Análisis gráficos de los residuos de las regresiones para mamíferos actuales. **A.** Mammalia: símbolos, Xenarthra (rombos); Glires (círculos negros); Afrotheria (triángulos invertidos); Euungulata (cuadrados grises); **B.** “Euungulata”: símbolos: Artiodactyla (círculos grises); Perissodactyla (cuadrados negros); **C.** Perissodactyla: símbolos Equidae (cuadrados negros); Rhinocerotidae (cuadrados blancos); Tapiridae (cuadrados grises).

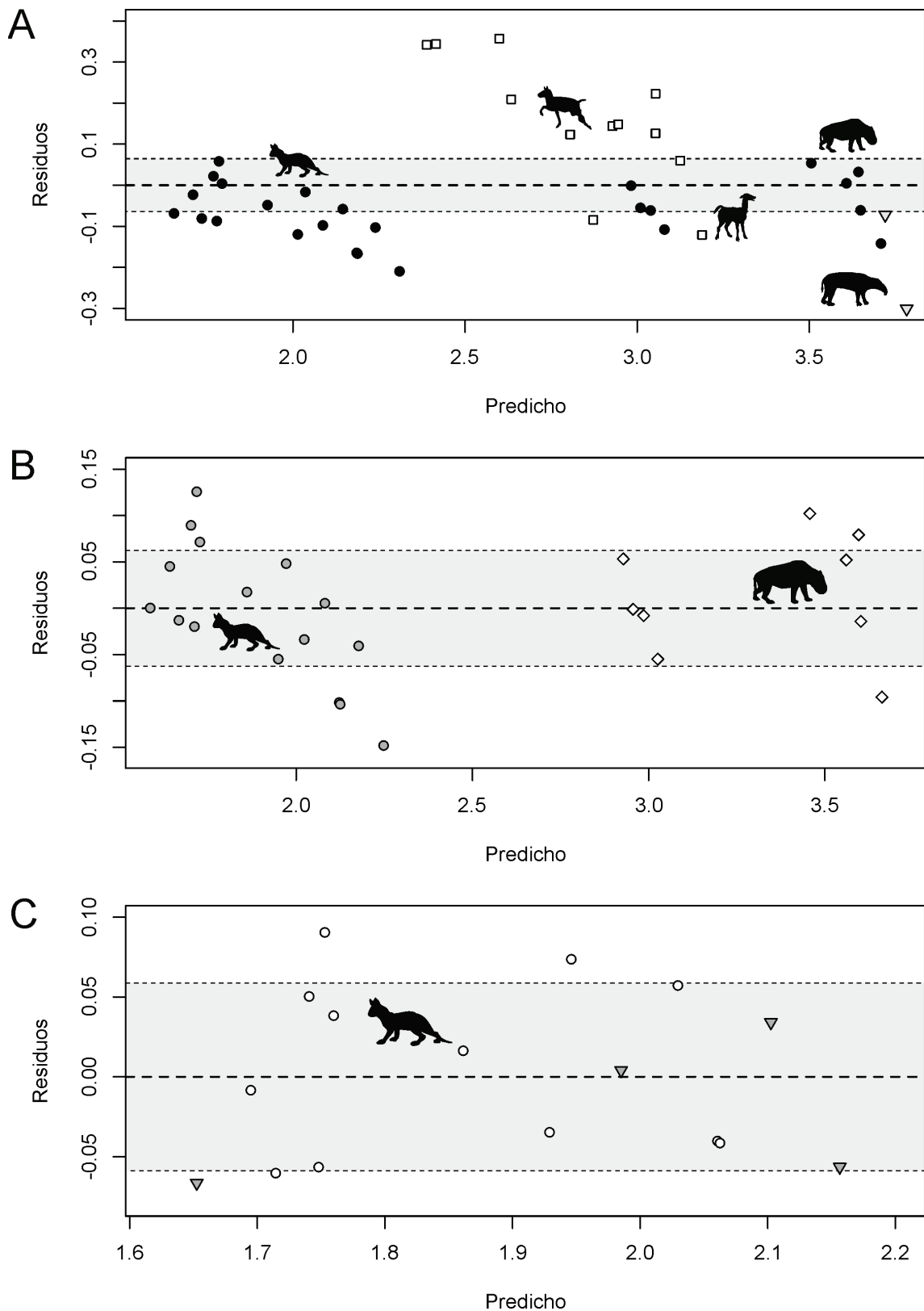


Figura V.24. Análisis gráficos de los residuos de las regresiones para ungulados santacruceses. **A.** Meridiungulata: símbolos, Notoungulata (círculos negros); Litopterna (cuadrados blancos); **B.** Notoungulata: símbolos: Typotheria (círculos grises); Toxodontia (rombos); **C.** Typotheria: símbolos Interatheriidae (círculos blancos); Hegetotheriidae (triángulos invertidos grises).

VI. DISCUSIÓN

VI.1. ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL

Uno de los aspectos más importantes de la biología de un organismo es la masa corporal puesto que está altamente correlacionada con varios aspectos de la vida como dieta, locomoción, energética, ecología, morfología y fisiología (Weibel 1973; Schmidt-Nielsen 1984; Damuth y MacFadden 1990; Charnov 1993; Calder 1996; Brown y West 2000). La predicción de los fenómenos biológicos que incluyen la gran diversidad y formas de vida, son realizadas a través de relaciones alométricas en la cual la propiedad biológica en cuestión puede ser explicada y predicha a partir de la masa corporal (Peters 1983). Desde la formalización inicial de la relación alométrica realizada por el fisiólogo Max Kleiber (1932) varios estudios subsecuentes aplicaron el concepto de alometría desde aspectos fisiológicos hasta ecológicos (Calder 1996). Hasta podría afirmarse que muchas características fundamentales de los organismos biológicos escalan con el tamaño corporal siguiendo una ley de potencia del tipo $Y=aX^b$ (Savage *et al.* 2004).

De tal modo, la masa corporal constituye uno de los primeros parámetros a evaluar en los taxones fósiles para predecir atributos no preservados en el registro, constituyendo un punto de partida para la generación de hipótesis paleoecológicas (Andrews *et al.* 1979; Van Couvering 1980; Reed 1998; Vizcaíno *et al.* 2006a; Vizcaíno *et al.* 2010).

La obtención de estimaciones de masa fiables de los especímenes fósiles obtenidas a partir de funciones alométricas ha sido objeto de controversia (véase por ejemplo Millien y Bovy 2010). Se ha postulado que los elementos postcraneos (en particular los elementos proximales, *i.e.*, húmero, fémur) ofrecen las mejores estimaciones de masa debido a que deben soportar el peso del cuerpo (Damuth y MacFadden 1990) por lo que han sido ampliamente utilizados (por ej. Alexander *et al.* 1979; Scott 1983; Anderson *et al.* 1985; Gingerich 1990; Scott 1990; Biknevicius *et al.* 1993; Farlow *et al.* 2005; De Esteban-Trivigno *et al.* 2008). Sin embargo, en el registro fósil de mamíferos, los restos craneos y dentarios son más frecuentes o más fácilmente asignables a un taxón determinado, por lo que las ecuaciones basadas en estos elementos son las utilizadas más frecuentemente (por ejemplo, Gingerich *et al.* 1982; Legendre y Roth 1988; Van Valkenburgh 1990; Janis 1990a; Myers 2001; Egi *et al.* 2004; Mendoza *et al.* 2006). Las limitaciones de las estimaciones de masa sobre medidas dentarias fueron señaladas por Fortelius (1990) y más recientemente Millien y

Bovy (2010), quienes concluyen que cuando están disponibles, otras medidas (craneanas o postcraneanas) son preferibles. En este sentido, la abundancia de cráneos casi completos de ungulados santacrucenses con buen grado de preservación permitió realizar predicciones e inferencias basadas en una mayor cantidad de información.

Las dos aproximaciones empleadas aquí conducen a diferentes valores de masa, siendo en general más bajos cuando se trata de las predicciones basadas en el tamaño de centroide. Sin embargo, cuando se calculan las regresiones por cuantiles (al utilizarse el cuantil superior se obtiene un máximo teórico determinado por la muestra de referencia) las masas se encuentran en el rango de valores obtenidos por las regresiones basadas en medidas lineales, ya sean mediante modelos univariados o multivariados.

En la Figura VI.1 se ejemplifican en una escala logarítmica los rangos de masa de los taxones santacrucenses aquí estudiados en comparación con ungulados artiodáctilos y perisodáctilos.

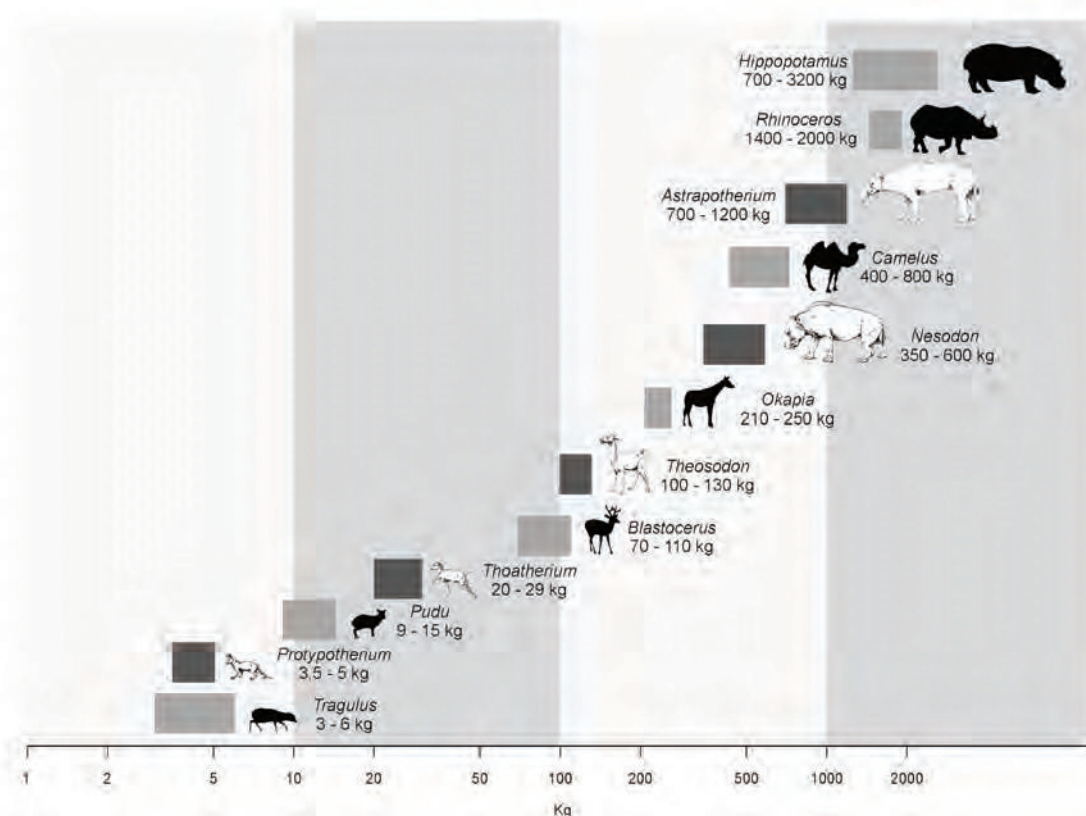


Figura VI.1. Representación en escala logarítmica de la masa corporal de los ungulados santacrucenses. A manera de ejemplo, se incluyeron representantes de cada grupo como perfiles en blanco orientados hacia la izquierda: *Protypotherium* (Typotheria) y *Nesodon* (Toxodontia) para los Notoungulata; *Thoatherium* (Proterotheriidae) y *Theosodon* (Macraucheniiidae) para los Litopterna; *Astrapotherium* (Astrapotheria). Siluetas negras de Artiodactyla y Perissodactyla se ubican como comparación y referencia. La longitud horizontal de los rectángulos grises representa el rango de masa corporal para el género. Las siluetas y perfiles no están a escala.

Los ungulados santacrucenses están distribuidos en tres rangos de tamaño que pueden caracterizarse en rangos de escalas logarítmicas en base 10, en la que cada unidad logarítmica corresponde a un orden de magnitud mayor.

El grupo de los ungulados pequeños presenta valores de masa comprendidos en el primer rango logarítmico entre 1 y 10 kg representado por los tipoterios. En este grupo se observa superposición de masa entre los más pequeños y los más grandes del rango. Así, entre los interatéridos, las formas más pequeñas representadas por *Interatherium* y *Protypotherium attenuatum* se superponen en tamaño con *Pachyrhinos* el hegetotérido más pequeño (entre 1,5 y 2 kg; Tabla V.4). Los tipoterios más grandes, que no sobrepasan los 10 kg, están representados el interatérido *P. australe* y el hegetotérido *Hegetotherium mirabile* (3,5 a 5 kg).

El grupo de los ungulados medianos comprende a los proterotéridos y macrauquénidos entre los Litopterna y las especies del toxodóntido *Adinotherium*. En este rango logarítmico de masas entre 10 y 100 kg están incluidas también las formas que sobrepasan el límite superior, pudiendo llegar hasta 160 kg aproximadamente (dependiendo la metodología utilizada). El extremo inferior del intervalo está constituido exclusivamente por proterotéridos, siendo los más pequeños las especies de los géneros *Thoatherium* y *Anisolophus*. Lo destacable en este grupo es la superposición de tamaño en el extremo superior del intervalo en torno a los 100 kg o más. Entre las formas que alcanzarían dichos valores de masa encontramos a las especies de *Adinotherium*, entre los toxodóntidos, a *Diadiaphorus*, el más grande de los proterotéridos, y a las especies del género *Theosodon*, entre los macrauquénidos. En este punto es donde se encuentra la mayor superposición de tamaño y de formas al estar integrado por representantes de tres familias de ungulados santacrucenses con morfologías muy diferentes.

Por último, en el rango de tamaño del tercer rango logarítmico (entre 100 y 1000 kg), entre los ungulados más grandes se encuentran las especies más grandes de *Theosodon*, el toxodóntido *Nesodon* y el astrapotérido *Astrapotherium magnum* donde no hay superposición de tamaño corporal.

Las masas corporales obtenidas en la presente tesis poseen valores intermedios a las obtenidas por Croft (2000) y a las reportadas por Vizcaíno *et al.* (2010). Para las especies de *Protypotherium* los valores de masa obtenidos basados en medidas lineales son similares a las reportadas por (Scarano *et al.* en prensa), mientras que las obtenidas por el tamaño del centroide son apenas más bajas. Se obtuvieron diferencias sustanciales con respecto a las estimaciones obtenidas por Croft (2000) para los mismos taxones. Cabe señalar que las

estimaciones de masa de Croft (2000) están basadas en una sola medida, el largo del primer molar, utilizando las ecuaciones de Damuth (1990), por lo que le caben las limitaciones mencionadas más arriba. Las masas reportadas por Vizcaíno *et al.* (2010) son iguales o apenas superiores a las obtenidas a partir de las medidas lineales. Sin embargo, estas últimas están basadas en las ecuaciones de Janis (1990a) las que también se utilizaron en esta tesis y se promediaron con las obtenidas por las regresiones multivariadas.

En la Tabla VI.1. se resumen los valores de masa reportados en Croft (2000) y las obtenidas en este trabajo utilizando el tamaño del centroide por un lado y medidas lineales por el otro. Los tres conjuntos de estimaciones comparten la misma limitación: en todos se utiliza como fuente de información de la relación entre el tamaño corporal (masa) y los rasgos cráneo-mandibulares y dentarios, un conjunto de referencia integrado por ungulados actuales con los cuales los ungulados santacrucenses no están filogenéticamente relacionados.

Aunque las estimaciones obtenidas por tres conjuntos de ecuaciones diferentes basadas en medidas y bases de datos distintas (Damuth 1990; Janis 1990a y base de datos propias) dan valores disímiles, realizando las comparaciones dentro de cada conjunto se observan patrones de distribución de tamaño semejantes.

Las estimaciones basadas en el tamaño de centroide sin duda incorporan más información que las ecuaciones basadas en medidas lineales (uni o multivariadas) y arrojan valores que podrían ser interpretados como un “consenso” si se consideran como subestimaciones las reportadas por Croft (2000) y como sobreestimaciones las obtenidas por las ecuaciones de medidas lineales (esta tesis) y las reportadas por Vizcaíno *et al.* (2010).

Tabla VI.1. Comparaciones de los valores de masa (expresada en kg) obtenidos por los distintos métodos y las obtenidas por Croft (2000) y Vizcaíno *et al.* (2010).

Familia	Especie	Croft (2000)	Centroide	Medidas lineales	Vizcaíno <i>et al.</i> (2010)
Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium magnum</i>	503,8	704,08	1124,01	1021,63
Macraucheniidae	<i>Theosodon garretorum</i>		113,09	158,04	
	<i>Theosodon gracilis</i>			121,55	
	<i>Theosodon lydekkeri</i>	46,04		130,93	
Proterotheriidae	<i>Anisolophus sp.</i>	8,84		36,61	18,14
	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	26,48	47,49	81,80	70,25
	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>		27,08	34,92	
	<i>Tetramerorhinus lucarius</i>			29,75	
	<i>Tetramerorhinus mixtum</i>		19,33	35,06	
	<i>Thoatherium minusculum</i>	6,25	19,79	23,68	21
Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium mirabile</i>	2,19	4,67	7,89	14,23
	<i>Pachyrukhos moyani</i>		1,56	2,13	
Interatheriidae	<i>Interatherium excavatum</i>		1,4	1,93	
	<i>Interatherium extensum</i>		1,33	2,00	
	<i>Interatherium robustum</i>	0,399	1,81	2,51	3,5
	<i>Protypotherium attenuatum</i>	0,906	1,93	4,19	4,4
	<i>Protypotherium australe</i>	2,817	3,63	6,70	7,8
	<i>Protypotherium praerutilum</i>	0,976	2,38	5,12	
Toxodontidae	<i>Adinotherium ovinum</i>	33,75	58,4	105,89	121*
	<i>Adinotherium robustum</i>	24,32	82,06	70,45	
	<i>Nesodon imbricatus</i>	293,66	375	673,71	554*

Asterisco (*), masas reportadas para el género.

VI.2. ALOMETRÍA ONTOGENÉTICA

La alometría de crecimiento explícitamente considera el tiempo de cambio a lo largo de la vida de un individuo (Kunz y Robson 1995; Prestrud y Nilssen 1995; Maunz y German 1996; Stern y Kunz 1998). Alternativamente, la alometría de tamaño compara cambios contra el tamaño general a lo largo de una serie ontogenética, el tiempo está implícitamente incorporado pero no especificado. La alometría de tamaño se convierte en una herramienta muy útil a la hora de evaluar cambios interespecíficos desde una perspectiva evolutiva dentro de un linaje (Davis 1962; Radinsky 1984; Hayssen y Kunz 1996; Silva 1998), o intraespecífica para convertirse en alometría de crecimiento (Nelson y Shump Jr 1978) describiendo las modificaciones relativas en las estructuras a medida que el animal crece.

El objetivo de los estudios alométricos es evaluar la variación de las variables morfométricas u otros rasgos de los organismos asociados con la variación de tamaño (Huxley 1932; Cock 1966; Gould 1966; Alexander 1985). Las curvas de crecimiento siguen una formula potencial del tipo $Y = b_0 X^{b_I}$ o su variante logarítmica $\log(y) = \log(b_0) + b_I \log(x)$ (véase Cap. III. Métodos). Cuando formas de diferentes tamaños mantienen una proporción exacta de un segundo atributo, guardan entre sí una similitud geométrica y el coeficiente alométrico $b_I = 1$ (en el caso de dos variables lineales), constituyendo un caso de isometría. Las desviaciones de esa relación, $b_I < 1$ o $b_I > 1$, son ejemplos de alometría negativa y positiva respectivamente (Huxley y Teissier 1936), por cuanto las formas más grandes poseen para dicho rasgo un valor menor (o mayor según el caso) que el esperado para su tamaño corporal.

En las series ontogenéticas de *Adinotherium* y *Nesodon* se detectaron varias medidas que exhiben desviación de una relación isométrica. Muchas de ellas parecen estar relacionadas a demandas funcionales sobre los componentes del neurocráneo y esplacnocráneo. Los distintos tamaños máximos alcanzados por *Adinotherium* y *Nesodon* están a su vez acompañados por diferentes patrones de crecimiento craneano, con algunas variables mostrando diferentes signos en las tendencias alométricas de cada especie (Tablas V.7 y V.8). A pesar de algunas diferencias tenues en el patrón de crecimiento ontogenético del hocico, se detectó una clara tendencia para ambos grupos hermanos. Por ejemplo, el largo del hocico (MZL) y variables relacionadas, como el largo de la sutura nasal (NSL) y el largo del paladar (PAL), crecen con alometría positiva, resultando en un rostro relativamente alargado en los adultos con respecto a los juveniles. La familia Toxodontidae debe su nombre

a *Toxodon* establecido por Richard Owen, que significa “dientes curvos” debido a que los dientes yugales están fuertemente curvados, de manera que sus raíces casi se juntan en la línea media sobre el paladar duro (Scott 1913, p. 463). Aunque ninguno de los toxodóntidos miocenos son euhypsodontes (*sensu* Mones 1982), la configuración de los dientes yugales descripta también se observa en *Adinotherium* y *Nesodon* (Figura VI.2). Así, las tendencias alométricas mencionadas para el paladar y el hocico sugieren que a medida que el individuo crece, se requiere un espacio adicional para dar lugar al crecimiento de las raíces de los dientes yugales protohypsodontes.

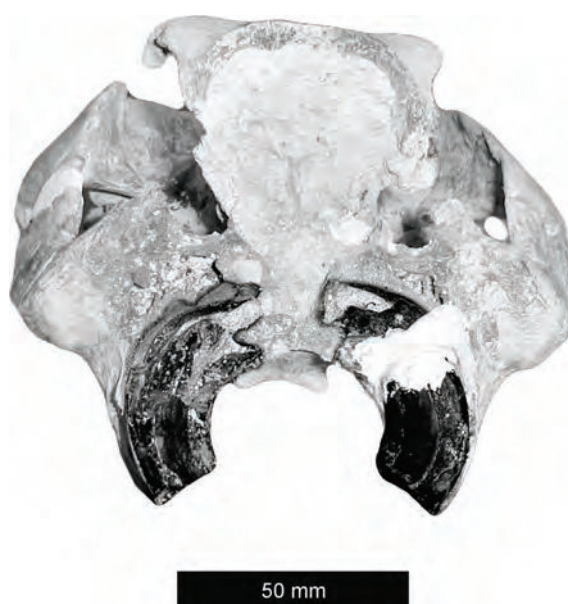


Figura VI.2. Vista anterior del rostro de *Adinotherium* (YPM-PU 15003), roto por delante de las órbitas mostrando como las raíces de los molares se aproximan sobre la línea media.

Sin embargo, las dimensiones verticales y transversales en el hocico y el paladar no están compartidas por ambos géneros, ya que el ancho del paladar crece con alometría positiva mientras que en *Nesodon* crece isométricamente. El alto del hocico en cambio crece isométricamente en *Adinotherium* pero con alometría positiva en *Nesodon*. De esta manera, si bien la morfología general del rostro es conservativa dentro de los nesodontinos, estas diferencias en el crecimiento alométrico resultan en un hocico más ancho en *Adinotherium* y más alto en *Nesodon*.

Las variables con diferencias significativas en los valores de la ordenada al origen (Tabla V.9) que registran valores más altos para *Adinotherium* se relacionan con el hocico y la

fosa masetérica (MZW, MZL, MFL, NSL) indicando un rostro proporcionalmente más robusto en comparación con los especímenes de *Nesodon* de tamaño similar.

El espacio para el *m. temporalis* se desarrolla en función del crecimiento diferencial e interacción entre el hueso cigomático y la caja craneana. Este espacio es generado por diferentes patrones en cada especie. En *Adinotherium*, el ancho bicigomático (BZB) crece con alometría positiva, mientras que el ancho de la caja craneana (BCB) muestra una tendencia isométrica. Aunque la isometría de la caja craneana es inusual en mamíferos (Emerson y Bramble 1993), la interacción entre ambas tendencias produce un mayor espacio para el *m. temporalis* en los adultos. A pesar de que las tendencias alométricas son diferentes, la interacción de ambas variables (BZB y BCB) refleja la misma situación para el *m. temporalis* en el desarrollo de *Didelphis albiventris* (Abdala *et al.* 2001). Esta configuración llevó a los autores a proponer que esas modificaciones se relacionan con el cambio de una alimentación por succión durante la lactancia a una masticación activa posdestete. El crecimiento alométrico positivo del largo de la cresta sagital también sugiere un mayor espacio craneo-caudal en la *fossa temporalis* para el origen del *m. temporalis* de *Adinotherium*. Las tendencias alométricas de *Nesodon* también conllevan al incremento en el espacio para el *m. temporalis*. A pesar de que ambas variables (BCB y BZB) crecen con alometría negativa, el coeficiente alométrico (pendiente) de la caja craneana de *Nesodon* es menor a la pendiente del ancho bicigomático (Tabla V.7), lo que genera espacio para el *m. temporalis* en el adulto, aunque no de manera tan marcada como en *Adinotherium*.

Respecto a la musculatura masetérica evaluada mediante el largo de la fosa masetérica (MFL), ambos taxones muestran una tendencia isométrica. Sus pendientes no difieren significativamente (Tabla V.9), pero se observa una mayor ordenada al origen para *Adinotherium*, lo que indica una fosa masetérica proporcionalmente más grande que en los especímenes de *Nesodon* de tamaño similar. Esto sugiere que los adultos de *Adinotherium* adquieren a lo largo de su crecimiento ontogenético proporcionalmente un mayor volumen de la musculatura masticatoria que los especímenes de *Nesodon*, en particular para el *m. temporalis* (véase las rectas para BCB y BZB) y, proporcionalmente, mayor capacidad para desarrollar fuerza durante la masticación. El crecimiento de los rasgos morfológicos relacionados al aparato masticatorio (rostro y superficies de origen de la musculatura masticatoria) conducen a postular para ambos nesodontinos santacrucenses una herbivoría generalizada. Esto pareciera ser una condición plesiomórfica entre los toxodóntidos, ya que también fue propuesta para toxodontinos (*sensu* Nasif *et al.* 2000) cuaternarios (MacFadden (2005). Cox (2007), en su análisis de la correlación entre la morfometría de la órbita y el

aparato masticatorio, añade sus conclusiones a las generalizaciones de los grupos de dieta de Turnbull (1970). Para el *grupo de alimentación generalizado* (Turnbull 1970; Cox 2007) posee una aparente (pero no completa) dominancia de la musculatura *m. temporalis*, un rostro relativamente largo y ancho con la *orbita* adelantada sobre la serie dentaria y el *os lacrimale* muy pequeño. Esta morfología se corresponde en términos amplios con las características de los Nesodontinae antes señaladas.

Los componentes neurocraneos exhiben diferencias notables en los patrones de crecimientos entre ambos taxa. Las tendencias observadas en *Adinotherium* son inusuales debido a la ausencia de tendencia alométrica negativa en las variables asociadas con las cápsulas sensoriales tales como la órbita y la caja craneana (Tabla V.7). La órbita es isométrica en ambas dimensiones (longitud y altura), un patrón para nada común en mamíferos (Emerson y Bramble 1993), aún cuando este patrón fue encontrado en algunos marsupiales australidelfios como *Dasyurus albopunctatus* y *Dromiciops gliroides* (Giannini *et al.* 2004; Flores *et al.* 2006). En contraste, las variables neurocraneales de *Nesodon* se caracterizan por valores menores en los coeficientes alométricos (pendientes) con respecto a *Adinotherium*. Por ejemplo, los coeficientes de las variables relacionadas con la órbita indican que esta se vuelve proporcionalmente más alta debido a la interacción de la isometría de la altura (ORH) y la alometría negativa del largo (ORL; Tabla V.8). El tamaño de la órbita y del rostro (más ancho en *Adinotherium* y más alto en *Nesodon*) durante el desarrollo en los nesodontinos sugiere un sistema sensorial basado en los sentidos del olfato, vibrissas táctiles y visual muy desarrollado. Por otro lado, la isometría del *occiput* en ambas especies es indicativa de una musculatura cervical robusta desde estadios tempranos del desarrollo.

En síntesis, las tendencias generales detectadas en la mayoría de las variables concuerdan con la morfología conservativa de los nesodontinos (y tal vez de los toxóntidos en general) dada la similitud de las trayectorias ontogenéticas seguidas por ambos grupos hermanos. Para dichas variables las diferencias de tamaño están acompañadas por conservación de la forma, indicando que la trayectoria de *Nesodon* representa una extensión de la trayectoria de *Adinotherium*. Aunque la similitud de los toxodóntidos con otros ungulados ha sido señalada desde los primeros estudios (Patterson 1932), las tendencias alométricas del neurocráneo tienden a ser más parecidas a la de los marsupiales australidelfios. Sin embargo, las diferencias en las tendencias alométricas y ordenadas al origen del aparato trófico, indican que procesos adicionales habrían actuando en la evolución de la ontogenia craneana de los nesodontinos, tal vez como disparador de una diferenciación de nicho entre los juveniles de *Nesodon* y los adultos de *Adinotherium*, a pesar de la posible herbivoría generalizada.

VI.3. ECOMORFOLOGÍA

VI.3.1. ECOMORFOLOGÍA UTILIZANDO TÉCNICAS DE APRENDIZAJE COMPUTACIONAL

Varios autores (Janis y Ehrhardt 1988; Solounias y Moelleken 1993; Janis 1995; Pérez-Barbería y Gordon 1999; Mendoza *et al.* 2002) han evaluado y utilizado las correspondencias entre la morfología y los rasgos ecológicos. Sin embargo, las adaptaciones cráneo-dentarias en relación al hábitat y la alimentación no son fácilmente distinguibles. De hecho, los análisis considerando las restricciones filogenéticas realizadas por Pérez-Barbería *et al.* (2001), demuestran que el hábitat y la dieta están correlacionados.

A diferencia de lo realizado por Spencer (1995), quien evaluó la preferencia de hábitats dentro de las categorías de dieta, en esta tesis el procedimiento que se siguió fue un análisis jerárquico para identificar, primero la correlación entre morfología y tipos de hábitats y luego, dentro de cada tipo hábitat, el comportamiento alimentario.

Como fue mencionado antes, la altura de la corona es el rasgo morfológico que ha sido frecuentemente considerado como indicativo del consumo de gramíneas en los ungulados y, con ello, correlacionado con la expansión de los pastizales (para una revisión extensiva sobre el tema véase, Janis 1995; MacFadden 2000; Strömberg 2006; Billet *et al.* 2009; Reguero *et al.* 2010). Van Valen (1960) proveyó la primera aproximación cuantitativa para evaluar esta relación al definir el índice de hipsodoncia (IH). Recién a finales de la década de 1980, Janis (1988), sometió a prueba dicha hipótesis en un estudio comparado de “ungulados” (Artiodactyla, Perissodactyla, Hyracoidea y Elephantidae). Más tarde, los avances de sus investigaciones llevaron a dicha autora a concluir que el IH es un mejor indicador de preferencias por ambientes abiertos, que del consumo de pasturas en los ungulados fósiles (Janis 1995).

Más recientemente, y luego de remover la componente debida a ancestralidad común (restricción filogenética), Williams y Kay (2001) encontraron que la altura de la corona en roedores y ungulados está correlacionada positivamente con la proporción de monocotiledóneas (principalmente pastos) en la dieta y negativamente con la altura preferida de forrajeo. En su revisión de la evolución de los équidos fósiles Strömberg (2006) demostró que las interpretaciones de dieta y hábitat basadas en el IH para ciertas especies deben ser

tomadas con cautela. Más aún, Mendoza y Palmqvist (2008), utilizando las mismas herramientas de aprendizaje computacional y de “descubrimiento del conocimiento” empleadas en esta tesis, interpretaron que no hay una relación directa entre el grado de hipsodoncia y la cantidad de pastos consumidos, excepto por la correspondencia entre el forrajeo de gramíneas y el hecho de habitar en ambientes abiertos, reforzando los postulados de Pérez-Barbería *et al.* (2001). Estos autores proponen además que la hipsodoncia representa una “adaptación clave” en los ungulados para alimentarse en ambientes abiertos, donde la vegetación crece al nivel del suelo y acumula partículas abrasivas transportadas por el aire (Mendoza y Palmqvist 2008).

En una contribución reciente, Billet *et al.* (2009), basados en las propuestas y debates sobre el tema, resumen los factores que favorecen el incremento de la hipsodoncia en dos hipótesis alternativas (y tal vez complementarias):

1. Aumento del esfuerzo masticatorio (**AEM**)
2. Aumento del consumo de abrasivos (**ACA**)

Generar hipótesis acerca de la preferencia de hábitats es el primer paso de este análisis. Mendoza y Palmqvist (2008) encontraron que todos los ungulados actuales que viven en ambientes abiertos o mixtos tienen un IH mayor a 2 y este IH, que permite distinguir entre aquellas especies de ambientes mixtos de las de los abiertos, se incrementa con el largo relativo del diastema (JLB). Dado que los notoungulados santacrucenses carecen de diastema, se reanalizó la misma base de datos y se aplicaron las mismas herramientas de análisis utilizadas por dichos autores en búsqueda de otra variable que mostrara un patrón similar o permitiera una capacidad similar de discriminación entre los distintos tipos de ambientes. Se encontró que la otra medida que cumple con dichos requisitos es el largo relativo de la mandíbula (JAW). Así, las especies habitantes de ambientes abiertos con bajo IH como los camélidos poseen valores de JAW bajos, mientras que ungulados de ambientes mixtos con mayor IH que dicho grupo poseen valores de JAW más altos, lo que muestra un “umbral” de IH que aumenta con JAW. Esto último permite diferenciar a aquellas especies que habitan en ambientes abiertos con bajo IH (entre 2 y 4) de aquellas que habitan en ambientes mixtos con valores más altos de IH (entre 2 y 4; Figura V.3).

Utilizando la función lineal que describe dicho “umbral” en función del largo de la mandíbula se desarrolló un nuevo índice de preferencia de hábitat (HPI). Aplicando HPI en conjunto con el IH, es posible caracterizar las especies que forrajeen en ambientes cerrados,

mixtos o abiertos. Hay algunas especies de ambientes abiertos que poseen un HPI apenas por debajo del valor uno, por lo que no se las puede discriminar de aquellas de ambientes mixtos (Figura V.3). En general, estas especies forrajeaban en zonas donde se espera que la vegetación acumule menos abrasivos ambientales. Por ejemplo, el venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) ocupa pastizales abiertos en zonas que son temporalmente inundadas por el agua dulce o estuarina (Nowak 1991). Tres especies de antílopes del género *Kobus* también habitan ambientes con agua asociada. Los dik-diks (*Madoqua guentheri* y *M. kirki*) son ramoneadores muy selectivos que necesitan de arbustos grandes para alimentarse y ocultarse. Finalmente, la cabra de montaña (*Oreamnos americanus*) sólo se encuentra en las laderas empinadas de las Montañas Rocosas, donde se alimenta de pastos alpinos y flores de casi cualquier árbol o arbusto.

De acuerdo con los valores de HPI y IH, como así también la región ocupada en el morfoespacio definido por IH y JAW, todos los notoungulados santacrucenses forrajeaban en ambientes abiertos, mientras que los litopternas y astrapoteros forrajeaban en ambientes cerrados (Figura V.3). Con excepción de *Hegetotherium* (y probablemente *Pachyrhinos*), los ungulados santacrucenses poseen una combinación de IH y JAW que no es muy diferente de la muestra de ungulados actuales.

Entre los notoungulados, cabe resaltar que los especímenes de *Hegetotherium* (IH = 7,76) son tan hipsodontes como el burro salvaje africano (*Equus asinus*, IH = 8,73) que habita en planicies áridas, pero debido a que el largo relativo de la mandíbula es muy corto (bajos valores de JAW) se ubican en una región del morfoespacio que no es ocupada por ningún otro ungulado (ya sea actual o de la fauna santacrucense). En el caso de *Interatherium*, puede incluso ser caracterizado como un habitante de ambientes mixtos o abiertos con cuerpos de agua asociados.

El paso siguiente fue caracterizar los comportamientos alimentarios en relación a los rasgos craneanos. Debido a que los ungulados santacrucenses se clasificaron en distintas categorías de ambiente fueron analizados por separado. Por un lado, los notoungulados junto a los ungulados actuales de ambientes abiertos y mixtos, y por el otro, los litopternas y astrapotéridos junto a los ungulados actuales de ambientes cerrados.

Las características que distinguen a los pastadores de los ramoneadores probablemente se relacionan con diferentes demandas fisiológicas por alimentarse de pasturas o dicotiledóneas. La importancia del ancho de hocico (MZW) para la inferencia de diferentes estilos de alimentación en herbívoros extintos ha sido ampliamente utilizada (Solounias y

Moelleken 1993; Janis 1995; Solounias *et al.* 1995). Las pasturas poseen en general un alto contenido de fibra y requieren una mayor ingesta y grado de masticación que las hojas de las dicotiledóneas. Los pastadores tienen hocicos más anchos que los ramoneadores, lo que permiten tomar mayor cantidad de alimento por bocado (forrajeo al bulto) durante el forrajeo (Owen-Smith y Novellie 1982). Los pastadores también tienen la musculatura masetérica más desarrollada que los ramoneadores, reflejada en una mayor longitud y profundidad del ángulo mandibular y una fosa masetérica más larga en el cráneo (Axmacher y Hofmann 1988; Clauss *et al.* 2008a). En cambio, los ramoneadores realizan un forrajeo selectivo (Gordon y Illius 1988) y poseen hocicos más angostos que los pastadores, lo que resulta útil para alimentarse selectivamente sobre determinadas plantas o distintas partes de la misma (Solounias *et al.* 1988; Solounias y Moelleken 1993).

Ungulados de ambientes abiertos

De acuerdo con los resultados de los análisis efectuados, los ungulados no pastadores manifiestan un patrón morfológico más homogéneo que los caracterizan con respecto a los pastadores: poseen un hocico más estrecho, un ángulo mandibular angosto y bajo, y procesos paraoccipitales cortos. De modo que en el espacio tetra-dimensional definido por dichas variables, todos los ungulados no pastadores ocupan la región alrededor de uno de los 16 vértices de un tesarecto (análogo tetra-dimensional de un cubo) conteniendo a todas las especies. Contrariamente, los pastadores no siguen un patrón homogéneo dado que se encontraron diferencias, probablemente relacionadas a restricciones filogenéticas, en las especializaciones de bóvidos y équidos al hábito pastador. En ambos grupos el hocico se ensancha, pero más en bóvidos que en équidos, en los que se ensancha más el ángulo mandibular (Figura V.5). En los dos grupos, en particular los équidos, también se incrementa la profundidad del ángulo mandibular, pero sólo en los bóvidos pastadores los procesos paraoccipitales se alargan (Figura V.6).

Del ensamble de notoungulados de la Formación Santa Cruz, los tipoterios *Interatherium*, *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Pachyrhinos* poseen algunas características de los pastadores actuales, *i.e.*, hocico ancho, un ángulo mandibular extremadamente ancho y profundo y procesos paraoccipitales largos (Figuras V.5 y V.6). Por lo tanto, muestran un patrón morfológico similar al de aquellos ungulados de ambientes abiertos que se alimentan principalmente de pastos. A su vez, se alejan de los ramoneadores de dicotiledóneas y aquellos de dietas intermedias que consumen tanto pastos como plantas dicotiledóneas,

dependiendo de la disponibilidad. Sin embargo, no se corresponden con el patrón general observado en los ungulados actuales, en los que las formas pequeñas son ramoneadoras (Pérez-Barbería y Gordon 2001). Basándose en la morfología e implantación de los incisivos Tauber (1996) concluyó que las especies de *Protypotherium* eran pastadoras y que la más grande (*P. australe*) estaba más adaptada al forrajeo de pasturas más duras que las más pequeñas (*P. praerutilum* y *P. attenuatum*). Para los hegetotéridos, Reguero *et al.* (2007) concluyeron que de acuerdo a la morfología del hocico y de la musculatura masetéica, los paquiruquinos oligocénicos fueron pastadores selectivos.

Los tipoterios, especialmente *Interatherium* y *Pachyrukhos*, tienen rasgos morfológicos que exageran los patrones encontrados en los ungulados actuales pastadores. En particular, *Hegetotherium* exagera aún más los rasgos indicativos de ambientes abiertos (IH). Esto sugiere que tanto la peculiar morfología rodentiforme y hábitos de vida no relacionados con la alimentación propiamente dicha, como posibles hábitos cavadores, pueden estar influenciando su posición en los respectivos morfoespacios. El análisis morfofuncional del aparato locomotor de los tipoterios realizado por Elissamburu (2004), utilizando como marco de referencia roedores caviomorfos actuales, revela que determinados índices permiten caracterizar a *Pachyrukhos* y *Protypotherium* como cavadores ocasionales y a *Interatherium* y *Hegetotherium* como formas cavadoras. Por otro lado, Billet *et al.* (2009) proponen que la hipótesis del desarrollo de dentición hipsodonte en respuesta al aumento en el consumo de material abrasivo (ACA) se aplica a otros notoungulados del Oligoceno de Bolivia como *Trachytherus*, un Mesotheriidae que tendría hábitos fosoriales (Shockey *et al.* 2007), lo que llevaría a la ingesta de grandes cantidades de abrasivos exógenos con el alimento.

Consecuencias similares se han reportado para otros grupos. Por un lado, en roedores caviomorfos cuyas adaptaciones a una vida fosorial también se correlacionan con rasgos cráneo-dentales (Verzi y Olivares 2006). Por otro, la ingesta de grandes cantidades de abrasivos debidos a una vida fosorial juega un rol importante en el desarrollo de la hipsodoncia en xenartros (Bargo *et al.* 2006). Como se mencionó en la introducción, la abundancia de partículas volcánicas abrasivas en la Formación Santa Cruz, constituiría gran parte de los abrasivos que los herbívoros consumirían junto con sus alimentos.

Los toxodóntidos también poseen rasgos cráneo-dentarios característicos de los ungulados actuales pastadores. Esto es especialmente cierto para *Adinotherium*, el que presenta hocico ancho, un ángulo mandibular profundo y largos procesos paraoccipitales (Figura V.5 y V.6). Por su parte, *Nesodon* parece estar menos especializado como pastador

que el resto de los notoungulados. La mayoría de los especímenes de este género se asemejan a los ungulados actuales de dietas intermedias, aunque al menos dos ejemplares poseen patrones más próximos a los équidos vivos. Así, se podría postular que *Nesodon* tendría hábitos más generalizados, pudiendo incorporar tanto pasturas como dicotiledóneas de acuerdo a la disponibilidad. Las similitudes de los toxodóntidos con el resto de los ungulados han sido señaladas desde los primeros estudios de Patterson (1932). A diferencia de los tipoterios, los toxodóntidos mantienen tamaños corporales y comparten los morfoespacios con los ungulados actuales de ambientes abiertos pastadores y de dietas intermedias.

Ungulados de ambientes cerrados

Entre los ungulados de ambientes cerrados, los resultados obtenidos permiten hacer una clara diferenciación de los considerados omnívoros de aquellos que no lo son. Los rasgos craneo-dentarios que caracterizan a los omnívoros actuales son una fosa masetérica corta, menor longitud de los premolares inferiores y la región posterior de la mandíbula estrecha. En cambio, las restantes categorías (ramoneadores, frugívoros y de dietas intermedias) son más difíciles de discriminar entre sí ya que no siguen una combinación homogénea de rasgos que los caracterice. El patrón más homogéneo lo muestran los perisodáctilos ramoneadores, que se caracterizan por poseer un ángulo mandibular más desarrollado (ancho y profundidad), una serie de premolares inferiores más larga y un ancho del hocico intermedio entre los frugívoros y los de dietas intermedias. Entre los artiodáctilos los ramoneadores y frugívoros comparten en especial un hocico más estrecho que los ungulados de dietas intermedias. Sin embargo la región del ángulo mandibular es tan variable dentro de cada grupo que no permite discernir patrones claros entre ellos.

Los *Litopterna* santacrucenses poseen fosas masetéricas cortas, como en los ungulados omnívoros actuales. Sin embargo, en el morfoespacio definido por las otras dos variables (LPRL y JMA), los primeros poseen una combinación de dichos rasgos similar a los perisodáctilos ramoneadores (Figura V.7) y muy distinto al de los omnívoros. Los proterotéridos presentan una combinación de rasgos, particularmente de la mandíbula (ancho y profundidad del ángulo mandibular, largo de la serie de premolares), similares a los perisodáctilos ramoneadores (Figura V.7 y V.8) y un hocico estrecho como en los artiodáctilos ramoneadores y frugívoros (Figura V.9). Por lo tanto, en líneas generales, la configuración de la mandíbula remite a los actuales ramoneadores de ambientes cerrados. Soria (2001) llega a la misma conclusión sobre los hábitos alimentarios de los proterotéridos

pero basado principalmente en su braquiodoncia (rasgo que aquí se utiliza para inferir la preferencia de ambiente). Adicionalmente, la caracterización aquí obtenida coincide con el hecho de que el registro de proterotéridos suele estar relacionado a aquellas faunas asociadas a hábitats más forestados (Cifelli y Guerrero 1997; Bond *et al.* 2001; Kramarz y Bond 2005).

En los macrauquénidos del género *Theosodon* se observan similitudes tanto con los ungulados actuales ramoneadores como con los de dietas intermedias. En particular, el único ejemplar de *Theosodon garretorum* (Nro. 1 en las Figuras V.8 y V.9) posee una combinación de ancho del hocico, profundidad y ancho del ángulo mandibular similar a los ungulados actuales de dietas intermedias. Por otro lado, los especímenes de *T. gracilis* y *T. lydekkeri* poseen una configuración del ángulo mandibular similar a los ramoneadores (artiodáctilos y perisodáctilos), ocupando regiones del morfoespacio próximas a dichos ungulados (Figura V.8). El ancho del hocico solo pudo ser evaluado en ambos especímenes de *T. lydekkeri*, para los cuales muestra un valor similar al de los ungulados actuales de dietas intermedias (Figura 6.07). Esta distribución de los morfoespacios es la representación gráfica del comportamiento de las funciones discriminantes. En síntesis, parece claro que la especie más grande de *Theosodon* (véase Cap. V.1. Estimación de masa corporal) presenta una configuración típica de los ungulados de ambientes cerrados que se alimentan tanto de pasturas como de dicotiledóneas de acuerdo a su disponibilidad (dietas intermedias), mientras que las especies más gráciles y pequeñas podrían incorporar una mayor componente de dicotiledóneas. Esta caracterización permitiría explicar en parte la propuesta de Kramarz y Bond (2005), según la cual, la distribución geográfica de los macrauquénidos (en general) no habría estado condicionada por restricciones ambientales, basados en el hecho de que estos mamíferos están presentes en todas las principales faunas conocidas del Terciario medio y tardío y del Cuaternario de América del Sur.

Para los astrapotéridos los resultados parecen ser en parte producto de artefactos matemáticos debido a su peculiar morfología. Si bien en la muestra de referencia se incluyen tapires, los que han sido señalados como análogos para entender a estos peculiares mamíferos (Riggs 1935), la posición que ocupan en los morfoespacios definidos es más bien alejada de ellos y próxima al cerdo gigante del bosque (*Hylochoerus meinertzhageni*; Figura V.7). La combinación de rasgos tales como el largo de los premolares y la fosa masetérica lleva a los algoritmos a clasificarlos como omnívoros. Esto se debe principalmente a que los astrapotéridos santacrucenses muestran una gran reducción en el número y tamaño de los premolares (Kramarz y Bond 2009), por lo que en esta instancia se decidió saltar esta

clasificación y proseguir para evaluar otras posibilidades. Las posiciones que éstos ocupan en los morfoespacios evaluados, sugieren que los especímenes de *Astrapotherium* estarían menos especializados desde el punto de vista de mantener una dieta particular, por lo que mantendrían hábitos más generalizados, pudiendo incorporar pasturas y/o dicotiledóneas de acuerdo a su disponibilidad, no descartándose la posibilidad de la incorporación ocasional de frutos. Si bien la funcionalidad de la presencia de una proboscis no puede evaluarse mediante las técnicas aquí aplicadas, la caracterización realizada no sería discordante con la presencia de la misma.

VI.3.2. ECOMORFOLOGÍA UTILIZANDO MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

El fin de los estudios ecomorfológicos es caracterizar las comunidades identificando patrones que vinculen rasgos morfológicos y rasgos ecológicos y sus interacciones, de manera independiente de la composición taxonómica (“*taxon-free*”) y del período de tiempo estudiado (Mendoza *et al.* 2005). Este enfoque ha sido aplicado en ungulados artiodáctilos y perisodáctilos con el fin de caracterizar las comunidades del pasado desde una perspectiva morfométrica clásica (Mendoza 2005; Mendoza *et al.* 2006; Mendoza y Palmqvist 2006; De Esteban-Trivigno *et al.* 2008; Mendoza y Palmqvist 2008). Sin embargo, en varios estudios morfogeométricos se ha reportado que determinados módulos craneanos conservan información filogenética dado que permiten reconstruir relaciones filogenéticas congruentes con hipótesis moleculares (Frost *et al.* 2003; Bogdanowicz *et al.* 2005; Cardini y Elton 2008; Barčiová 2009). Adicionalmente, los valores de los especímenes sobre cada componente “*CP scores*” han sido utilizados para reconstruir filogenias a partir de datos morfogeométricos (Polly 2003; Caumul y Polly 2005; González-José *et al.* 2008). En particular, Caumul y Polly (2005) y Cardini y Elton (2008) encuentran que determinadas estructuras, como el cráneo (especialmente el basicráneo) y los dientes, son los mejores predictores de las relaciones filogenéticas, mientras que las mandíbulas arrojan resultados confusos.

Los resultados obtenidos mediante el análisis morfogeométrico realizado en esta tesis parecerían respaldar esta observación sobre el cráneo. A pesar de que, siguiendo a Janis (1990b), se trabajó sobre una muestra taxonómicamente amplia de mamíferos herbívoros (artiodáctilos, perisodáctilos, hiracoideos y macropódidos), el análisis de componentes

principales (ACP) de cráneo en el espacio tangente no permite una clara interpretación de los patrones morfológicos relacionados a la dieta o tipo de ambiente. Es claro que los ungulados santacruceses ocupan regiones del morfoespacio definida por la *forma* del cráneo muy alejada de los actuales bóvidos, cérvidos y équidos (Figura V.10) y se acercan a otros taxones con los que comparten una *fossa temporalis* extensa y un rostro relativamente corto. Estos agrupamientos condicen en parte con trabajos clásicos que proponen analogías de los ungulados santacruceses a formas actuales. Por ejemplo, los interatéridos *Protypotherium* e *Interatherium* se ubican en la misma región (o muy próxima) del morfoespacio ocupado por los hiracoideos (como en Ameghino 1898 y Sinclair 1909); el macrauquénido *Theosodon* se ubica en medio de la nube de puntos de los camélidos sudamericanos (como en Scott 1910, 1913) y *Astrapotherium* se aproxima al morfoespacio ocupado por los tapires (como en Scott 1928, 1937). En el ACP esta aproximación queda condicionada por las características o transformaciones de *forma* que representa cada uno de los componentes principales.

Cuando se evalúan las variaciones de *forma* incluyendo sólo a los ungulados santacruceses se pueden generalizar dos modelos básicos de *forma* relacionados con el tamaño, el cual es representado por el CP1 (a pesar de que dicho efecto fue removido durante el análisis generalizado de Procrustes). Así, las formas más pequeñas, representadas por los tipoterios, se caracterizan por tener un cráneo bajo, con la articulación craneomandibular cercana al plano oclusal, la *orbita* sobre el borde dorsal del cráneo. En general, con la excepción de los hiracoideos y macropódidos este patrón se asemeja más a los roedores (en particular a los cávidos) y lepóridos que a los ungulados artiodáctilos y/o perisodáctilos. Por otro lado las formas más grandes, representadas por los nesodontinos dentro de los notoungulados, los litopternas y los astrapoteros, se caracterizan por poseer un cráneo alto, comprimido lateralmente y con las órbitas desplazadas ventralmente más cercanas al plano oclusal.

El segundo patrón que emerge al evaluar el cuadrante negativo del CP2 se relaciona con la retracción de las narinas e involucra a los Litopterna y *Astrapotherium*. Entre los Litopterna, los proterotéridos muestran una mayor retracción de las narinas en *Diadiaphorus* que en *Tetramerorhinus*. A su vez, los especímenes de *Astrapotherium*, registran la mayor retracción de las narinas entre los ungulados santacruceses (Figura VI.3A-C). La retracción de las narinas está acompañada por cambios de *forma* en otras regiones de cráneo, como el desarrollo de una *fossa frontalis* más profunda, descenso de la articulación craneomandibular hacia el plano oclusal, elevación del borde mesial del M3 y proyección del *landmark lambda* caudalmente. La retracción de las narinas ha sido asociada a la presencia de una proboscis tal

como en el tapir (Witmer *et al.* 1999) el antílope saiga (Clifford y Witmer 2004b) y los dik-diks (Frey y Hofmann 1996) y entre los ungulados santacrucenses ha sido propuesta para *Astrapotherium* (Riggs 1935). Sin embargo no todos los ungulados que poseen retracción de narinas poseen una proboscis, como por ejemplo el alce (Clifford y Witmer 2004a). Aunque los cambios de *forma* de los morfoespacios analizados en estos ungulados santacrucenses podrían ser congruentes con la presencia de una proboscis u otra especialización, la reconstrucción de las partes blandas del rostro está fuera del alcance de esta tesis y no se discutirá en detalle.

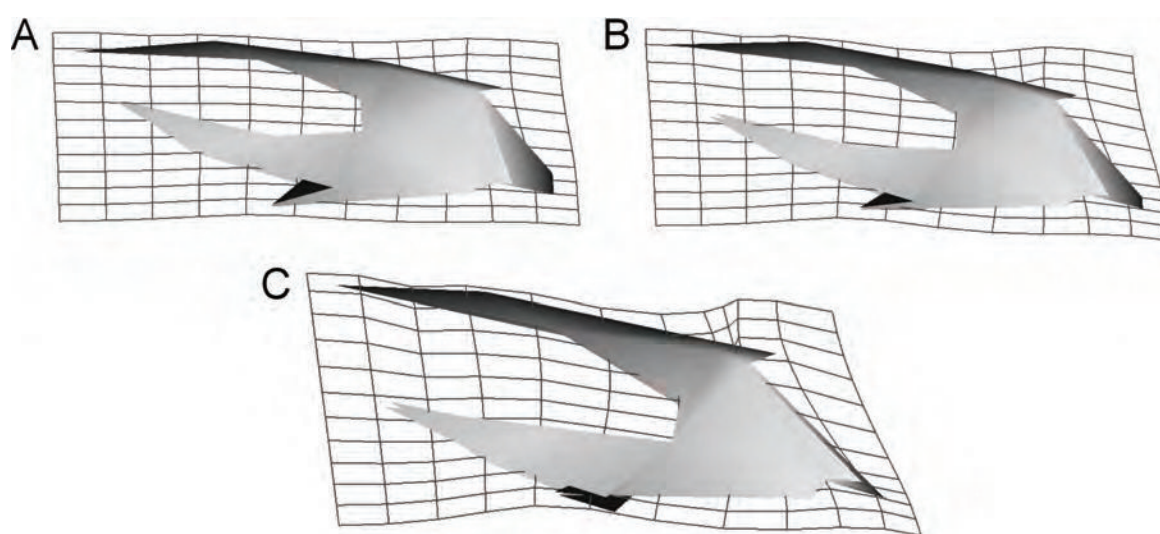


Figura VI.3. Grillas de deformación sobre el CP1 y CP2 considerando solo ungulados santacrucenses **A.** *Tetramerorhinus* **B.** *Diadiaphorus* **C.** *Astrapotherium*.

El ACP también permitió reconocer variación de *forma* debido a deformación por carga litostática, siendo los principales efectos la pérdida de simetría bilateral, el aplastamiento de los *arcus zygomaticus* y la compresión lateral con cizalla (Figura V.13). Las deformaciones por cargas litostáticas afectan más a los métodos basados en morfometría geométrica que a las aproximaciones morfométricas clásicas, debido a que en la primera se almacena información de la relación entre cada uno de los *landmarks*. Sin embargo, la variación debida a deformaciones en la *forma* se agrupa en el CP7, lo que da cuenta sólo del 3% de la variación total (Tabla V.12) Por lo tanto, la deformación registrada después de la selección de especímenes, no afecta los resultados de los diferentes análisis en los que está incluida la *forma* del cráneo (*e.g.*, morfometría geométrica, mecánica mandibular).

El análisis de componentes principales de la mandíbula de todo el conjunto muestra una proporción de la varianza explicada en el primer componente del 55% muy superior a del

análisis del cráneo donde entre CP1 y 2 se acumula solo el 45% de la varianza total. Esto indica que las transformaciones de *forma* del CP1, dadas por una mandíbula sumamente grácil en el lado negativo y más robusta hacia los valores positivos, es el patrón más destacado. Asociada a esta configuración se encuentra la variación de *forma* de la sínfisis mandibular. Sobre el lado negativo, la sínfisis mandibular es más delgada y extendida rostro-caudalmente y el *corpus mandibulae* se arquea disponiéndose casi paralelamente al plano sagital (Figura VI.4). Mientras tanto, sobre el lado derecho, el diastema se acorta y la sínfisis está más expandida lateralmente en particular por la presencia de un canino o incisivo hipertrofiado. Sobre el lado negativo se ubican principalmente los bóvidos, mientras que hacia el lado positivo se ubican los tragúlidos, camellos, rinocerontes, tapires, hipopótamos e hiracoideos. Los suidos se ubican sobre el lado positivo de modo que los que poseen valores más bajos de CP1 son las formas cuyos caninos no están tan desarrollados (*Catagonus*) y los que poseen valores más altos son aquellas formas cuyos caninos están muy hipertrofiados, entre ellos los *Babiroussa*.

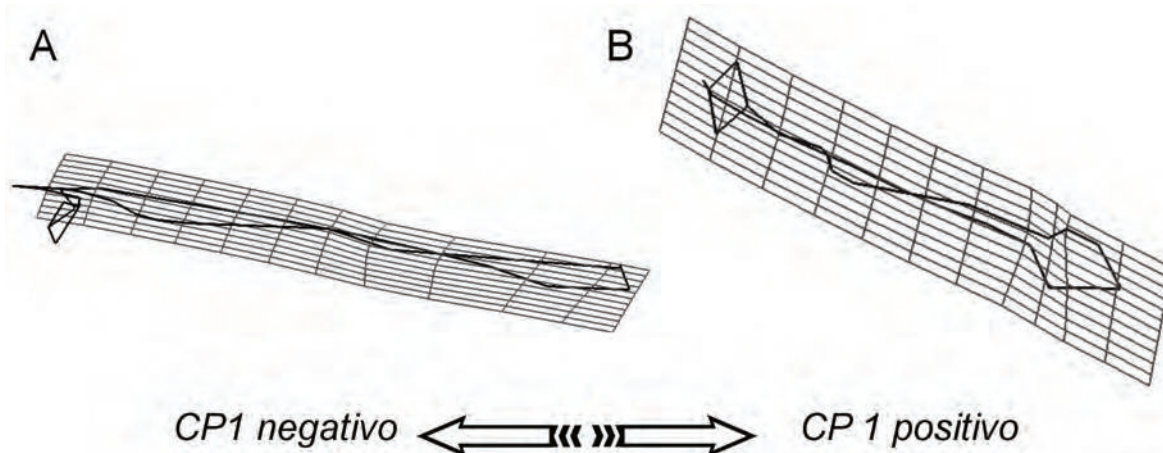


Figura VI.4. Grilla de deformación de CP1 de mandíbula incluyendo a toda la muestra (actuales + fósiles). **A.** extremo negativo **B.** extremo positivo.

La distribución de los especímenes actuales en el morfoespacio definido por los CP1 y 2 (65%) revela un patrón interesante. Las nubes de puntos se orientan de forma diagonal (Figura V.15) y los patrones se repetirían de izquierda a derecha. Entre los cérvidos, bóvidos y camélidos, las especies más braquiodontes, con la sínfisis más alargada y estrecha y el *corpus mandibulae* bajo, están representadas sobre el extremo superior izquierdo por formas como el huemul (*Hippocamelus*), un ramoneador de ambientes cerrados. En su extremo inferior se encuentran las especies más hipsodontes, con la sínfisis corta y el *corpus*

mandibulae alto y curvado, como la vicuña (*Vicugna*), de dieta intermedia y de ambientes abiertos. Este mismo patrón se repite sobre el lado derecho del morfoespacio con las formas braquidontes y de ambientes cerrados, representadas por los pecaríes (*Pecari*), en la parte superior, y las formas más pastadoras, como los hipopótamos (*Hippopotamus*) y damanes (*Procavia*) en la parte inferior, sugiriendo un “gradiente” de asociación de la *forma* de la mandíbula de ambientes cerrados a ambientes más abiertos. Vrba (1978) postuló que las formas más hipsodontes poseían mandíbulas más profundas brindando más espacio para acomodar los dientes más hipsodontes. Esto es coherente con el patrón descrito para el CP2, el cual se refuerza por la regresión significativa (aunque con mucha dispersión y amplios límites de confianza) del CP2 con el IH.

Los ungulados santacrucenses se orientan siguiendo un patrón similar, pero agrupados con las formas actuales que poseen caninos hipertrofiados. Muchas de las formas santacrucenses poseen el canino hipertrofiado, a modo de defensas en *Astrapotherium*, o los incisivos laterales, en los nesodontinos *Nesodon* y *Adinotherium* y en los proterotéridos, sea con mayor (*Diadiaphorus*) o menor desarrollo (*Thoatherium*) de acuerdo al tamaño corporal. Asimismo el “gradiente” formado por los ungulados santacrucenses, con la excepción de *Pachyrukhos*, es congruente con los resultados obtenidos por las técnicas de morfometría clásica y aprendizaje computacional, sugiriendo que los notoungulados se ubicarían en ambientes abiertos mientras que los Litopterna y *Astrapotherium* en ambientes más cerrados.

VI.4. MECÁNICA MANDIBULAR

El estudio de la mecánica masticatoria y la morfología de la articulación craneo-mandibular permiten evaluar la capacidad general del aparato masticatorio (Maynard Smith y Savage 1954; Greaves 1988; Vizcaíno *et al.* 1998; Bargo 2001; Bargo *et al.* 2009). La mandíbula es considerada como un juego de palancas cuyo pivot es la articulación craneomandibular: la fuerza de entrada es provista por los principales músculos masticatorios y la fuerza de salida por la acción de los dientes sobre el alimento (mordida) en diferentes puntos a lo largo de la serie dentaria (Maynard Smith y Savage 1954; Crompton y Hiiemäe 1969; Greaves 1974). Evaluando las relaciones de los brazos de palanca entre dichos músculos y la relación de los mismos con los brazos de salida (puntos de mordida), se detectan diferencias de diseño que indican preponderancia de fuerza o velocidad en el cierre

de las quijadas y, consecuentemente, en distintos aspectos funcionales en las que estén involucradas (Vizcaíno y Bargo 1998; Vizcaíno *et al.* 1998; De Iuliis *et al.* 2000; Bargo 2003; Vizcaíno *et al.* 2006a).

En esta tesis se propuso extender a un enfoque tridimensional el modelo geométrico bidimensional propuesto por Vizcaíno *et al.* (1998). Para ello se seleccionó una muestra testigo constituida por especies herbívoras, omnívoras y carnívoras para el análisis de los resultados de la mecánica masticatoria de los ungulados de la Formación Santa Cruz.

Los resultados obtenidos en la muestra testigo mantienen coherencia con lo esperado para la mecánica masticatoria de los grupos considerados. Por ejemplo, al comparar la longitud del brazo de palanca de los dos principales músculos masticatorios, se observa que los herbívoros presentan un brazo de palanca para el *m. masseter* hasta dos veces mayor que para el *m. temporalis* (Tabla V.17). A su vez, en los carnívoros, el brazo de palanca del *m. temporalis* es igual o hasta 1,3 veces mayor que el del *m. masseter*. Esto se corresponde con el cuerpo de conocimiento clásico de la diferenciación entre ambos grupos tróficos (Maynard Smith y Savage 1954; Greaves 1974, 1985; Covey y Greaves 1994).

Sin embargo, al evaluar las relaciones de los brazos de palanca de entrada y salida (en varios puntos a lo largo de la serie dentaria) de ambos músculos por separado y luego en conjunto, se logra un análisis más abarcativo. Así por ejemplo, en los carnívoros puede constatarse que la fuerza relativa resultante de los brazos del *m. masseter* y *m. temporalis* en el extremo del hocico (si se los compara entre sí o se los considera en conjunto) es mayor en el puma que en el aguará guazú. Esto indica que en el primero se favorece la fuerza y en el segundo la velocidad, lo que se corresponde con la diferencia entre los dos modelos clásicos para la captura de la presa entre felinos y cánidos (Greaves 1985; Hildebrand 1988).

Cuando el mismo análisis es aplicado en las formas herbívoras, los brazos de palanca relativos del *m. masseter* son siempre mayores al del *m. temporalis*. Considerando sólo el *m. masseter*, en el caballo y el tapir (un pastador y un ramonedor que incorpora ítems duros y poseen un gran desarrollo de esta masa muscular) los brazos de momentos relativos son mayores que para el huemul (un ramoneador folívoro cuya masa muscular del *m. masseter* es más pequeña que en las formas más pastadoras). En cambio, cuando se evalúan los brazos del *m. temporalis*, puede apreciarse que los valores sobre los distintos puntos de mordida son muy similares para el caballo y el huemul. Los camélidos presentan valores más altos que estos últimos ya que poseen una configuración diferente al modelo de herbívoro de los bóvidos y équidos (véase Greaves 1991 para más detalles). Por su parte, es muy superior para el tapir, cuya masa de musculatura del *m. temporalis* es mayor a la de los demás

herbívoros y posee una componente ortal de masticación más importante que la lateral, dominante en los otros herbívoros mencionados.

Por todo lo mencionado hasta aquí, la extensión al plano tridimensional propuesta, produce resultados coherentes con la mecánica masticatoria conocida para los taxones actuales, mejorando la propuesta de Vizcaíno *et al.* (1998) sobre la que fue inspirada al incorporar una componente lateral al análisis.

En esta Discusión, en primera instancia se analizará la configuración del aparato masticatorio dentro de cada grupo de ungulados santacrucenses para luego realizar una comparación entre ellos.

Entre los notoungulados puede apreciarse que *Adinotherium* y *Nesodon* registran la mejor ventaja mecánica para la fuerza sobre el hocico, ya sea considerando el *m. temporalis* solo, o ambos músculos masticatorios actuando en conjunto (Tabla V.18). Sorprendentemente, los valores son muy similares a los que se observan en carnívoros especializados como el puma, sin embargo, esto no debe interpretarse como un hábito trófico carnívoro. Otro hecho remarcable es que sobre la intersección entre premolares y molares, todos los notoungulados tienen una ventaja mecánica muy similar entre sí para el *m. masseter*. Esto se mantiene sobre la región posterior de la arcada dentaria. Esto sugiere una configuración mandibular desarrollada para la fuerza por parte de este músculo a lo largo de la serie molar.

Nesodon posee una configuración atípica para un herbívoro del tipo ungulado, ya que la ventaja mecánica de ambos músculos masticatorios es muy similar. Además, de acuerdo con los accidentes óseos, tanto el *m. masseter* como el *m. temporalis* se encuentran bien desarrollados (véase Capítulo IV. Descripciones), por lo que los resultados aquí descriptos son coherentes con las interpretaciones de alometría de crecimiento (véase Cap. VI.2 Discusión Alometría de Crecimiento).

Entre los ungulados santacrucenses *Pachyrhinos* es el que posee la relación de brazos de palancas característica de los herbívoros actuales. Esto es tanto una predominancia del *m. masseter* como una mejor ventaja mecánica para la fuerza por parte de este músculo. Incluso, cuando ambos músculos son considerados en conjunto, poseen una configuración a lo largo de toda la serie dentaria muy similar a la del huemul, con valores más bajos que el resto de los herbívoros. Sin embargo, es el que posee mejor ventaja mecánica para la fuerza sobre los incisivos (sólo superado por *Adinotherium*), tal vez debido a su configuración rodentiforme. Los restantes notoungulados, y en especial *Protypotherium*, presenta relaciones de brazos de palancas que favorecen la fuerza a lo largo de toda la serie dentaria, de modo muy similar a lo

que ocurre con el tapir. Por lo tanto, haciendo las salvedades antes mencionadas, el aparato masticatorio de los notoungulados no muestra una clara preponderancia del *m. masseter* por sobre el *m. temporalis*, y en conjunto, son capaces de producir mordidas proporcionalmente fuertes a lo largo de la serie dentaria masticatoria, en particular de la serie molar, lo que los facultaría para procesar ítems alimentarios tan o más duros que los consumidos por el tapir o el jabalí.

Entre los Litopterna santacrucenses, las relaciones de los brazos de momento del *m. masseter*, como del *m. temporalis* están en el rango del obtenido para camélidos. A pesar del gran desarrollo del *m. temporalis* evidente por el gran desarrollo de la *crista sagittalis* y las áreas de inserción, el *m. masseter* (al igual que la mayoría de los herbívoros) posee una mejor ventaja mecánica para la fuerza que el *m. temporalis*. Debe señalarse aquí, que a diferencia de los demás ungulados santacrucenses, los Litopterna poseen la *fossa temporalis* desplazada posteriormente aún por detrás del *occiput* (véase Capítulo IV. Descripciones), lo que podría influir en la orientación más paralela al plano oclusal de la resultante del músculo. De todos modos, una mejor ventaja mecánica del *m. masseter* por sobre el *m. temporalis* indica que a diferencia de los notoungulados, la componente lateral durante la masticación es más importante que la componente ortal. Desde un punto de vista biomecánico, *Theosodon* constituye la forma más grácil dentro del grupo en este análisis. De forma resumida, podría decirse que el *m. masseter* posee una ventaja mecánica comparable a la del dromedario y el *m. temporalis* una relación de brazos de momentos comparables al guanaco. Sin embargo, *Theosodon* presenta determinadas cualidades craneanas, tales como la retracción de las narinas y la dentición anterior caniniforme, que le da un aspecto particular. Dicho de otro modo, *Theosodon* tendría una ventaja mecánica en el extremo hocico comparable a la del aguará guazú, lo que sería más conveniente para desarrollar velocidad que fuerza. Esto sugiere que dentro de los Litopterna, los macrauquénidos se alimentarían de ítems más blandos que los proterotéridos y que posiblemente los incisivos eran utilizados para otras actividades (véase Capítulo VI.6 .Discusión general)

Astrapotherium es otro de los integrantes del conjunto de los ungulados santacrucenses con una morfología muy particular. El diseño mecánico del aparato masticatorio, en particular en la región anterior de la mandíbula, es muy similar a la del tapir, aunque un poco más grácil. Las ventajas mecánicas del *m. masseter* y *m. temporalis* son muy similares a lo largo de toda la mandíbula. Por lo tanto, de manera análoga a los notoungulados, los movimientos masticatorios ortal y lateral no predominarían uno sobre el otro. Sobre el extremo de la mandíbula, su diseño favorece la ventaja mecánica para la

velocidad por sobre la fuerza, lo que es esperable por el extenso diastema existente entre caninos y premolares inferiores. La mandíbula se extiende por delante del cráneo, de modo que los incisivos inferiores no ocluyen sobre una superficie dura preservada (ósea o dentaria), por lo que no soportaría un predominio de una mordida poderosa, lo que resulta biomecánicamente coherente con la presencia de una proboscis. En la región posterior de la serie dentaria posee una clara ventaja mecánica para la fuerza, mayor que los herbívoros actuales y el resto de los ungulados santacrucenses. Cabe señalar que *Astrapotherium* posee la serie dentaria proporcionalmente más corta de esta fauna, debido a la reducción en número y tamaño de los premolares (Kramarz y Bond 2009). Las áreas de origen e inserción de los principales músculos masticatorios no sugieren para este taxón el desarrollo de una gran masa muscular, sin embargo, la capacidad de mantener una ventaja mecánica para la fuerza está garantizada por cercanía de la serie dentaria al pivót representado por la articulación craneomandibular.

Los ungulados de la Formación Santa Cruz, con la excepción de los Litopterna y *Pachyrukhos*, poseen una configuración mecánica sin predominio del *m. masseter* por sobre el *m. temporalis* que no se corresponde con el modelo de un herbívoro especializado, sino más bien con el modelo de un herbívoro generalizado propuesto por Turnbull (1970). Esto, sumado a un mayor desarrollo de la musculatura masticatoria, una articulación craneomandibular robusta y más cercana al plano oclusal para las formas más pequeñas, le permitiría consumir ítems de mayor dureza. En caso de los Litopterna, y dentro de los Notoungulata para *Pachyrukhos*, la capacidad mecánica del aparato masticatorio se asemeja los de los herbívoros actuales.

VI.5. ÁREA OCLUSAL DENTARIA

Como ya fue explicado (Cap. VI.2. Alometría ontogenética), la manera en que formas de distintos tamaños guardan diferentes proporciones pertenecen al campo de la alometría. Si estas formas mantienen con exactitud sus proporciones muestran similitud geométrica y guardan entre sí una relación isométrica. Las desviaciones de dicha similitud son variaciones alométricas (véase Cap. VI.2 Discusión Alometría Ontogenética). Las medidas que tienen que ver con superficies crecen al cuadrado, mientras que la masa corporal, una medida del tamaño relacionada con el volumen, crece al cubo. Entonces, la relación bidimensional esperada entre

el área y la masa corporal de acuerdo con una ley isométrica (similitud geométrica) debe tener un coeficiente alométrico de $2/3$ (ó 0,67).

Los coeficientes alométricos aquí obtenidos mediante el modelo SMA de regresión no difieren de los parámetros presentados por Vizcaíno *et al.* (2006b) para los mismos grupos taxonómicos sobre la misma base de datos. Copes y Schwartz (2010) encuentra una relación alométrica negativa entre la superficie oclusal postcanina y el tamaño corporal con una pendiente de 0,59. En cambio, los coeficientes alométricos obtenidos en esta tesis no se alejan significativamente de la ley de isometría. Debe señalarse, sin embargo, que Copes y Schwartz (2010) aproximan superficie oclusal a un rectángulo y no consideran los repliegues y/o fosetas. Por lo tanto, si bien se trata de cuantificar una misma propiedad, el grado de detalle cuantificado es diferente.

Considerando un amplio rango de tamaños y diversidad morfológica de mamíferos herbívoros, desde el cuis (*Cavia*) hasta el elefante africano (*Loxodonta*), se observa que el área de la superficie oclusal (OSA) crece con un exponente de 0,716 (Tabla V.20), valor que apenas supera lo reportado por Vizcaíno *et al.* (2006b). Manifestando una tendencia de crecimiento alométrico positivo, de modo que los mamíferos herbívoros de mayor tamaño poseen proporcionalmente mayor OSA que los más pequeños.

Gould (1975) propuso que el área oclusal postcanina de los mamíferos debería seguir una relación con respecto a la masa corporal que cumpla con los requerimientos metabólicos. McMahon y Bonner (1983) propusieron la regla de similitud elástica, por la cual el área de la sección transversal de cualquier rasgo anatómico crece en forma proporcional a la masa elevada a la potencia de $3/4$ (0,75). Adicionalmente, el valor de 0,75 con el que escala la tasa metabólica basal y la masa, estarían condicionados por las secciones transversales del cuerpo (McMahon y Bonner 1983). West *et al.* (1997, 1999a, b) propusieron que los exponentes múltiplos de $1/4$ encontrados en muchos de los rasgos biológicos evaluados respecto a la masa corporal, tienen su origen en los diseños fractales de estructuras y función de los sistemas (por ejemplo las superficies de intercambio del sistema respiratorio), de modo que las leyes de potencias obtenidas empíricamente describen matemáticamente la organización jerárquica y el diseño fractal (dinámica y auto-similitud) a lo largo de un amplio rango de escalas (Brown *et al.* 2002).

Independientemente del origen mecanístico de los coeficientes alométricos, el razonamiento que llevó a Gould (1975) a vincular el área oclusal dentaria con el metabolismo fue que dicho rasgo, más que una mera coincidencia de potencias de múltiplos de cuartos, estaría relacionado directamente con la cantidad de alimento que un organismo puede

procesar en la cavidad oral. Si bien el coeficiente obtenido para la regresión de los mamíferos herbívoros, difiere significativamente del valor $3/4$ esperado para ley del metabolismo basal o ley de Kleiber (Kleiber 1932), se aproxima lo suficiente como para adecuarse al razonamiento previo. Sin embargo, dado que la mayoría de las ecuaciones obtenidas no difieren significativamente de 0,67 (isometría), la relación entre OSA y metabolismo no es lo suficientemente fuerte como para sostener dicha hipótesis.

Entonces, el valor funcional de OSA respecto a la masa corporal no se explica por los coeficientes alométricos, sino por la constante de normalización (ordenada al origen) y los residuos de la regresión (véase Vizcaíno *et al.* 2006b). Por ejemplo, entre los ungulados, los artiodáctilos (especialmente los rumiantes) se distribuyen por debajo de la línea de regresión y poseen valores de residuos menores a los de las formas monogástricas como los équidos, lo que condice con las observaciones realizadas por Janis (1988, 1995) sobre que éstos poseen series premolares más largas y molarizadas que los rumiantes. Estas diferencias que reflejan distintos mecanismos fisiológicos de la digestión y estrategias alimentarias (Janis y Constable 1993; Janis 1995), junto al tiempo invertido en la masticación del alimento por diferentes grupos dietarios (pastadores *vs* ramoneadores) y la calidad de la dieta (Pérez-Barbería y Gordon 1998), llevaron a Vizcaíno *et al.* (2006b) a señalar la correlación entre OSA y la capacidad de procesar alimentos en la cavidad oral y aspectos de la fisiología digestiva y metabolismo energético.

A diferencia de lo reportado por Vizcaíno *et al.* (2006b) para xenartros fósiles, los cuales presentan OSA menores a los esperados para mamíferos herbívoros de masa corporal comparable, los ungulados santacrucenses aquí estudiados poseen valores de OSA en el rango esperado para los mamíferos herbívoros de similar tamaño o incluso mayor. Si la relación entre OSA y masa corporal propuesta por Gould (1975) y las interpretaciones de Vizcaíno *et al.* (2006b) sobre una menor tasa metabólica de los xenartros (fósiles y actuales) se mantienen ciertas, los Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria tendrían tasas metabólicas basales y requerimientos energéticos similares a la de los mamíferos herbívoros actuales (afroterios, caviomorfos, artiodáctilos y perisodáctilos).

Los resultados obtenidos indican que dentro de los “meridiungulados”, los Litopterna santacrucenses poseen proporcionalmente mayor OSA que el esperado para un notoungulado de tamaño similar. Los Litopterna, en particular los proterotéridos, poseen valores de OSA proporcionalmente similares a los de los équidos actuales (Figura V.22), reflejado incluso por valores de la constante de normalización (ordenada al origen: 2,11 y 2,08 respectivamente; Tabla V.20). En cambio los notoungulados, en especial los tipoterios, presentan valores

proporcionalmente similares a los cérvidos actuales, con valores de la ordenada al origen más cercano al de los artiodáctilos (1,5 y 1,59; Tabla V.20). Los análisis de residuos dan cuenta de estas diferencias, por cuanto los valores OSA de los Litopterna son significativamente mayores al de los notoungulados de tamaño comparable. Considerando entonces el valor de OSA independiente de la masa corporal, los Litopterna poseen mayor superficie oclusal dentaria disponible para triturar alimentos por unidad de masa mayor a la de los notoungulados. Si la fisiología digestiva y metabólica puede ser inferida a partir de rasgos cráneo-dentarios, como la superficie oclusal dentaria (Gould 1975; Janis y Fortelius 1988; Janis y Constable 1993; Janis 1995; Vizcaíno *et al.* 2006b), los resultados obtenidos sugieren que los Litopterna, y en especial los proterotéridos, realizaban un tratamiento intensivo del alimento en la cavidad oral en lugar de una especialización hacia una fisiología digestiva comparable a la rumiación, mientras que los Notoungulados tendrían una capacidad digestiva fisiológicamente superior a los Litopterna.

VI.6. DISCUSIÓN GENERAL

El tamaño corporal, la dieta y el tipo de locomoción son tres parámetros básicos para la caracterización biológica de los animales, especialmente en contextos paleoecológicos (Andrews *et al.* 1979; Van Couvering 1980; Reed 1998; Vizcaíno *et al.* 2006a; Vizcaíno *et al.* 2008). Existen varias aproximaciones paleoecológicas al estudio de faunas del Cenozoico de América del Sur que han utilizado como punto de partida una o más de estas propiedades (Fariña 1996; Kay y Madden 1997; Tauber 1999; Croft 2001; Vizcaíno *et al.* 2004; Vizcaíno *et al.* 2010). Esta tesis se propuso avanzar sobre la masa corporal y la dieta para realizar una aproximación ecomorfológica y morfofuncional a la caracterización paleoautoecológica del diverso grupo de ungulados de Edad Santacrucense, especialmente para el miembro inferior (Miembro Estancia La Costa) de la Formación Santa Cruz aflorante en la costa atlántica de la provincia homónima.

Trabajos previos (Croft 2000; Vizcaíno *et al.* 2010; Scarano *et al.* en prensa) proporcionaron estimaciones de masa para los ungulados de Edad Santacrucense basados en ecuaciones lineales univariadas. En esta tesis se incorporaron ecuaciones previamente publicadas utilizando una metodología multivariada y se obtuvieron nuevas ecuaciones basadas en el tamaño del centroide, una medida del tamaño derivada de la morfometría

geométrica. Aunque es una metodología aún poco frecuente en la literatura, el tamaño del centroide ha sido considerado como mejor estimador del tamaño que las medidas de la morfometría clásica (Hood 2000) y ha dado resultados satisfactorios en otros estudios de mamíferos fósiles de América del Sur (Prevosti 2006).

El tamaño ha sido utilizado como un criterio taxonómico importante para diferenciar algunas formas santacrucenses, como las especies de *Protypotherium* (Tauber 1996) y algunas especies y géneros de Proterotheriidae (Soria 2001). Los valores de masas obtenidos para esos taxones son congruentes con las propuestas taxonómicas basadas en el tamaño mencionadas: *i.e.*, los taxones más pequeños de Tauber (1996) y Soria (2001) registran valores de menores masa y los más grandes, mayores. Sin embargo, como fue mencionado en Capítulo III. Métodos, dado el enfoque de esta tesis la mayoría de los análisis tomaron a los géneros como unidades operacionales y se discutirán sólo ciertos aspectos biológicos del tamaño corporal, expresado como masa, de los ungulados santacrucenses.

De acuerdo a los resultados obtenidos, se propone agrupar a los ungulados santacrucenses en tres categorías de tamaños corporales basadas en el aumento progresivo de los órdenes de magnitud utilizando su logaritmo decimal. La categoría de *ungulados pequeños* quedó constituida por taxones en el rango de masas entre 1 y 10 kg e incluye exclusivamente a los tipoterios. Entre ellos se observa superposición de tamaños en ambos extremos del intervalo: entre *Interatherium* y *Pachyrhinos* en el extremo de menor tamaño y entre *Protypotherium* y *Hegetotherium* en el de mayor tamaño. En la categoría de los *ungulados medianos*, aquellos en el rango entre 10 y 100 kg, se ubican los Proterotheriidae, *Adinotherium* y las especies más gráciles de *Theosodon*. En esta categoría se registra superposición de tamaño en el extremo superior del rango, entre *Adinotherium*, *Diadiaphorus* y *Theosodon*. Por último los *ungulados de gran porte*, agrupa formas entre 100 y 1000 kg: *Nesodon* y *Astrapotherium* y las especies más grandes de *Theosodon*. De acuerdo con Owen-Smith (1988), al menos en los adultos, los herbívoros muy grandes evitan la depredación basados en su tamaño. Entre los mamíferos actuales de África y Asia, la masa de 1000 kg (de un adulto) pareciera ser límite entre aquellos que son susceptibles a la depredación de los que no lo son. En particular *Astrapotherium* puede sobrepasar este rango y ser considerado un megamamífero *sensu stricto* (*i.e.*, más de 1000 kg. Owen-Smith 1988)

La coexistencia de varios herbívoros en un mismo ensamble supone el uso diferencial del recurso alimentario como una base para la diferenciación de nicho (Hirst 1975; Jarman y Sinclair 1979; McNaughton y Georgiadis 1986). Para muchas especies se ha propuesto que el tamaño es un atributo que permite una diferenciación de nicho en formas

actuales (Jarman 1974; Bodmer 1989) y fósiles (*e.g.*, Vizcaíno 2000). Así, las estimaciones de masa obtenidas, permitirían hacer una primera diferenciación de nicho. Los ungulados más pequeños son más selectivos que los ungulados de mayor talla (Jarman 1974; Owen-Smith 1988). Asimismo, la calidad del alimento es inversa al contenido de fibra y lignificación (Illius 1997), por lo tanto los ungulados más grandes tienden a ser pastadores, mientras que los pequeños tenderían a ser ramoneadores (Hofmann 1989; Gordon y Illius 1994, 1996). Sin embargo, los resultados obtenidos para los Typotheria no se corresponden con este patrón general observado en los ungulados actuales, en los que las formas pequeñas son ramoneadoras (Pérez-Barbería y Gordon 2001). Es importante recordar que mientras Jarman (1974) trabajó con un clado restringido (Bovidae) y con una marcada especialización digestiva (rumiación), los grupos tratados en esta tesis no están necesariamente filogenéticamente relacionados (ver Cap. 1. Introducción). En relación a la fisiología de la digestión se han realizado algunas propuestas restringidas a los Interatheriidae (Scarano 2009); sin embargo, en esta tesis se comienzan a discutir estos aspectos en sentido más amplio para el ensamble de ungulados santacrucenses. En este contexto, una comparación equivalente a la realizada por Jarman (1974) puede efectuarse dentro de un clado restringido, como el de los Nesodontinae al estudiar la variación de *forma* debida a la ontogenia (véase más abajo).

Del mismo modo, existe el problema de las superposiciones de tamaño antes mencionadas. Spencer (1995) puso a prueba la hipótesis de que el uso diferencial del recurso vegetal y el ambiente en un ensamble de bóvidos africanos debe estar representada en la variación morfológica independiente del tamaño. En un marco ecomorfológico, Spencer (1995) realizó una caracterización trófica basada en los patrones de correlación entre *forma* y ecología, sustentando las hipótesis planteadas. Más tarde utilizó esta correlación para caracterizar a especies de bóvidos fósiles (Spencer 1997). Siguiendo esta línea de razonamiento, para la fauna de ungulados santacrucenses se espera encontrar una mayor diferenciación de *forma* en los rangos de tamaño donde se superponen varios taxa: (1) los *ungulados pequeños* y (2) entre los *ungulados medianos* de mayor tamaño, para los que resulta necesario la generación de hipótesis de correlación entre *forma* y función y su posterior análisis biomecánico.

Como se mencionó en el marco teórico (Cap. I. Introducción) en los estudios ecomorfológicos es importante evaluar la variación de forma debido a la historia (ontogenia y filogenia). La variación ontogenética en un marco filogenético restringido pudo ser evaluada mediante el análisis alométrico de los Nesodontinae (*sensu* Nasif *et al.* 2000) debido fundamentalmente a razones prácticas y teóricas. Estas formas santacrucenses proveen una

muestra inusual para este tipo de estudios ontogenéticos debido a la disponibilidad de series ontogenéticas completas tanto para *Adinotherium* como para *Nesodon* (Figura I.15). Desde el punto de vista teórico, ambos taxones hermanos difieren en tamaño pero comparten una morfología muy conservadora, lo cual permite la comparación de las trayectorias ontogenéticas en un contexto filogenético, detectando posibles patrones de evolución del grupo. *Adinotherium* está estrechamente relacionado con *Nesodon* (Madden 1997; Nasif *et al.* 2000) y, probablemente debido a su morfología tan conservadora, en un comienzo fueron considerados por Owen (1853) dentro de un único género, *Nesodon*. Sin embargo Scott (1912) sigue el esquema propuesto por Ameghino, ya que poseen características que los diferencian claramente y los mantiene en géneros separados. Entre ellas, cabe destacar la rugosidad de los frontales en *A. ovinum* que sugiere la presencia de cuernos similares a los de los rinocerontes, lo cual ha sido considerado como un carácter de dimorfismo sexual (Ameghino 1907; Scott 1912).

Las tendencias alométricas generales de los nesodontinos detectadas son en su mayoría conservadoras dada la similitud de las trayectorias ontogenéticas seguidas por ambos grupos hermanos. Para dichas variables las diferencias de tamaño están acompañadas por conservación de la forma, indicando que la trayectoria de *Nesodon* representa una extensión de la trayectoria de *Adinotherium*. Las tendencias de las trayectorias de los componentes relacionados a las cápsulas sensoriales durante el desarrollo son inusuales debido a la falta de alometría negativa, como en el resto de los mamíferos (Emerson y Bramble 1993), lo cual sugiere un sistema sensorial basado en los sentidos (olfato, vibras táctiles y visual) muy desarrollado.

Por otra parte, las variables relacionadas con el hocico, paladar y musculatura masticatoria muestran diferencias en las tendencias o desplazamientos de las trayectorias. Los especímenes de *Adinotherium*, poseen respecto a *Nesodon*, un hocico y paladar proporcionalmente más ancho, un área de origen del *m. masseter* más larga y una *fossa temporalis* más amplia. El crecimiento de los rasgos morfológicos relacionados al aparato masticatorio (rostro y superficies de origen de la musculatura masticatoria) conducen a postular para ambos nesodontinos santacrucenses una herbivoría generalizada (de acuerdo al esquema de Turnbull 1970 y Cox 2007). Aunque puede plantearse para los nesodontinos una diferenciación de nichos basado en el tamaño corporal (Jarman 1974; Vizcaíno 2000) debido a la morfología altamente conservativa del grupo, la superposición de masa entre distintos estadios ontogenéticos de ambos taxones podría traer aparejado una posible competencia por el recurso. Por ejemplo, para los especímenes juveniles no lactantes de *Nesodon* se obtuvieron

valores de masa entre los 40 y 60 kg aproximadamente (Apéndice VIII - YPM 15001 y 15354) y para los subadultos de *Adinotherium* un valor de aproximadamente 50 kg (Apéndice VIII - MLP 84-III-9-10). Por lo tanto, las diferencias observadas en las tendencias y desplazamientos en la alometría ontogenética relacionadas al aparato masticatorio se pueden interpretar en favor de una diferenciación del uso del recurso por parte de estos taxones.

MacFadden (2005), basado en datos isotópicos, concluyó que los toxodontinos (*sensu* Nasif *et al.* 2000) cuaternarios *Toxodon* y *Mixotoxodon*, que se dispersaron a lo largo de toda América del Sur, tenían la capacidad evolutiva de ser generalistas, *i.e.*, se alimentaban de la vegetación local dominante manteniendo una diferenciación de nicho basada en el tamaño corporal. Previamente, MacFadden *et al.* (1996) encontraron que los valores de isótopos de carbono en el esmalte dentario de especímenes santacruceses de *Nesodon* son característicos de mamíferos que se alimentan de una dieta C3 pura ($\delta^{13}C$ de -17 a -10‰). De modo que la hipótesis de diferenciación de nicho basada en el tamaño y los hábitos alimentarios más generalizados podrían constituir una condición plesiomórfica en el clado de los toxodontidae.

En adelante, para las inferencias sobre la relación entre forma y función se considerarán solo aquellos especímenes adultos de modo tal de trabajar con organismos pertenecientes a dicha franja etaria. Asimismo, cabe una consideración sobre los efectos de la deformación por carga litostática. El hecho de haber realizado una selección cualitativa colaboró significativamente en disminuir la proporción de la varianza debida a estos procesos (solo el 3% de la variación total) en los análisis morfogeométricos. Por lo tanto, la deformación registrada, no afectó significativamente los resultados de los diferentes análisis en los que está incluida la *forma* del cráneo (*e.g.*, morfometría geométrica, mecánica mandibular).

La relación entre los rasgos craneanos y los atributos ecológicos para la formulación de hipótesis sobre la preferencia de hábitat y tipos de dieta se evaluó desde una perspectiva morfométrica clásica y desde la morfometría geométrica. En líneas generales se siguió el enfoque utilizado por Spencer (1995, 1997) y los procedimientos de Mendoza (2007) y de Mendoza y Palmqvist (2008), con el fin de esclarecer la relación entre la morfología cráneo-mandibular y los aspectos ecológicos de los ungulados actuales. Los “patrones generales”, de relación entre la *forma* y la ecología, se emplearon para inferir el hábitat y el comportamiento alimentario de los tres órdenes de ungulados santacruceses, considerados a nivel de género.

La aproximación morfométrica clásica, analizada mediante herramientas de aprendizaje computacional (TAC), permitió formular hipótesis de selección de tipos de

hábitat, en un primer paso, y luego el comportamiento alimentario para el ensamble de ungulados santacrucenses. Se aplicó un nuevo índice de preferencia de hábitat (IPH), que junto al IH permite la discriminación entre las diferentes categorías de hábitats: abiertos, mixtos y cerrados. Los resultados obtenidos, permitieron asignar a los notoungulados a ambientes abiertos, sin descartar que alguno de sus integrantes (*Interatherium*) forrajeara en áreas asociadas a cuerpos de agua, y a los Litopterna y Astrapotheria a ambientes cerrados. Estas caracterizaciones se basan principalmente en el índice de hipsodoncia (IH) y el largo total de la mandíbula (JAW). Estas asignaciones a los distintos tipos de ambientes están respaldadas en parte por los resultados de los análisis ecomorfológicos basados en morfometría geométrica (MG) de la mandíbula, excepto en los caso de *Pachyrukhos* entre los notungulados y de *Theosodon* entre los Litopterna.

Para el *Pachyrukhos* no se pudo realizar la inferencia de hábitat de forma directa utilizando las TAC debido a que no se dispuso de mandíbulas completas para calcular el IH. En esta instancia, se lo pudo clasificar utilizando resultados de otros trabajo sobre hipsodoncia en tipoterios (Reguero *et al.* 2010). Estos autores calcularon el IH de *Pachyrukhos* dividiendo el largo del m3 por el alto, en lugar del ancho del m3, y obtuvieron valores de IH más elevados que para *Hegetotherium*. Como este último fue clasificado como de ambientes abiertos, se asumió la misma clasificación para *Pachyrukhos*. Sin embargo, en el análisis de MG de mandíbula el único espécimen de *Pachyrukhos* posee una configuración de la mandíbula más parecida a los ungulados de ambientes mixtos a cerrados a pesar de su alto IH, por lo que su clasificación definitiva permanece incierta.

En el caso de *Theosodon*, asignado a ambientes cerrados mediante la aplicación del IH, los análisis de MG de mandíbula revelan una configuración mandibular similar a la de los camellos y dromedarios, ambos de ambientes abiertos. Por lo tanto, no podría descartarse que *Theosodon* utilizara ambos tipos de ambientes, debiendo ser considerado de acuerdo a las definiciones utilizadas (Cap. III. Métodos) como de ambientes mixtos.

Estas interpretaciones sugieren entonces la coexistencia de ambientes abiertos, mixtos y cerrados, lo que resulta congruente con otras fuentes de evidencia disponible. De acuerdo con Tauber (1997a), en la Formación Santa Cruz se registran indicadores de diferentes condiciones climáticas y ambientales. Por un lado, la ocurrencia de primates, roedores equímidos y eretizóntidos, ha sido interpretada como indicadora de bosques en condiciones cálidas y húmedas (Vucetich 1986; Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990). Asimismo, la presencia de *Thegornis musculosus* (Aves, Falconidae), filogenéticamente emparentado con los Herpetotherinae vivientes (*e.g.*, halcón del bosque, *Micrastur*) habitantes

de ambientes neotropicales apoyaría la interpretación de ambientes boscosos y húmedos (Noriega *et al.* Enviado). Por otro, la diversidad de armadillos (Vizcaíno *et al.* 2006a) y la presencia de probables paleodunas (Bown y Larriestra 1990), cristales de yeso, grietas de desecación y otras características sedimentológicas (Tauber 1997a) sugieren la existencia de ambientes abiertos en condiciones ambientales relativamente áridas. Recientemente, Noriega *et al.* (2009) dieron a conocer una nueva especie de cariamá (Aves), *Cariama santacrucensis* Noriega, Vizcaíno y Bargo, recuperada de la localidad Puesto Estancia la Costa. Las cariamas actuales (*Cariama* y *Chunga*) habitan en una variedad de ambientes semi abiertos y secos de América del Sur, lo cual es consistente, según los autores, con las interpretaciones paleoambientales propuestas en base a los armadillos santacrucenses, es decir, un escenario dominado por una vegetación abierta en condiciones relativamente secas (Vizcaíno *et al.* 2006a).

Adicionalmente, las rocas de la Formación Santa Cruz son una secuencia de fangolitas de origen vulcanoclástico, aunque también se presentan algunas tobas relativamente inalteradas (Bown y Fleagle 1993). El conocimiento de la evolución de la paleoflora del Mioceno temprano de Patagonia (Barreda y Palazzesi 2007) es coherente con el escenario planteado confirmando la existencia tanto de ambientes cerrados como abiertos. Aunque los bosques remanentes, probablemente desarrollaron bosques ribereños en galería a lo largo de la Patagonia extra Andina hasta el Mioceno medio, en el Mioceno temprano tardío condiciones más áridas (secas) pudieron haber prevalecido en áreas bajas, y la contracción de elementos húmedos se corresponde con la expansión de taxones xerotípicos.

Entre los ungulados santacrucenses considerados de ambientes abiertos, principalmente los notoungulados, los resultados de TAC sugieren que, de acuerdo a la definición de pastador considerada (Cap. III. Métodos), con la excepción de *Nesodon*, todos los géneros tendrían una dieta constituida principalmente por gramíneas. *Nesodon* tendría hábitos alimentarios más generalizados, del tipo de los de dietas intermedias alimentándose de la vegetación local dominante (C3; MacFadden *et al.* 1996; véase arriba) pudiendo consumir tanto gramíneas como dicotiledóneas de acuerdo a su disponibilidad. De modo que entre los nesodontinos se encontrarían formas más pastadoras representadas por *Adinotherium* y formas más generalizadas representadas por *Nesodon*. Esta hipótesis de un uso diferenciado del recurso vegetal por parte de estos taxones también puede ser sostenida por las hipótesis planteadas basadas en la alometría ontogenética. En particular, el hecho que de *Adinotherium* posea a lo largo de su historia ontogenética un hocico proporcionalmente más ancho que *Nesodon*, se corresponde con el patrón general en ungulados holárticos, según el cual las

formas más pastadoras poseen hocicos más anchos que los ramoneadores y de dietas mixtas (Janis y Ehrhardt 1988).

Los tipoterios, especialmente *Interatherium* y *Pachyrhinos*, tienen rasgos morfológicos que exageran los patrones encontrados en los ungulados actuales pastadores. En particular, *Hegetotherium* exagera aún más los rasgos indicativos de ambientes abiertos (IH). Esto sugiere que tanto la peculiar morfología rodentiforme y hábitos de vida no relacionados con la alimentación propiamente dicha, como posibles hábitos cavadores (Elissamburu 2004), pueden estar influenciando su posición en los respectivos morfoespacios. Adicionalmente, los análisis de MG mandibulares indican para los interatéridos una conformación mandibular muy parecida a los damanes (Hyracoidea). En particular, la similitud es más fuerte (y hasta comparten el mismo morfoespacio) entre *Protypotherium* y *Procavia*, mientras que *Interatherium* se aleja del morfoespacio de los damanes, exagerando los patrones observados para estos herbívoros actuales. Considerando su pequeño tamaño, la distancia filogenética con los ungulados actuales, el escaso ajuste a los morfoespacios definidos por los ungulados actuales y las similitudes con herbívoros pertenecientes a otros linajes, otras formas de herbívoros actuales, (e.g., roedores caviomorfos, lepóridos y damanes) deberían ser utilizados como análogos vivientes para contrastar estas inferencias en futuros análisis. Dado que en los mismos niveles fosilíferos se registran roedores caviomorfos, que se encuentran en el mismo rango de tamaño que los tipoterios (e.g., *Neoreomys australis* con 4,22 kg. Croft 2000; Vizcaíno *et al.* 2010) y con morfologías supuestamente convergentes, sería interesante, en el futuro, evaluar las diferenciaciones funcionales y de nichos entre los Typotheria y éstos roedores.

Entre los Litopterna y Astrapotheria, clasificados como de ambientes cerrados, las hipótesis planteadas en el marco ecomorfológico se corresponden con las propuestas tradicionales recopiladas en la sección de Antecedentes (Cap. I. Introducción). Para los proterotéridos (Litopterna), se proponen hábitos ramoneadores, aunque no puede descartarse el potencial consumo de frutos blandos. Los análisis de ecomorfología mediante MG mandibular soportan estas hipótesis, ya que los proterotéridos presentan una configuración mandibular muy similar a la de los tapires y, especialmente a la del rinoceronte indio (*Rhinoceros unicornis*), todas formas ramoneadoras de ambientes cerrados. Los cambios de forma de los morfoespacios analizados en estos ungulados santacrucenses podrían ser congruentes con especializaciones de las partes blandas del rostro. Aunque, las reconstrucciones de las partes blandas del rostro están fuera del alcance de esta tesis, se deja planteado a modo de hipótesis, que la morfología craneana de los proterotéridos sugiere la

presencia de un labio carnososo, tal vez más prominente en formas como *Thoatherium* y *Diadiaphorus*.

Si bien los análisis ecomorfológicos se realizaron a nivel de género, para el caso de *Theosodon* se postulan algunas interpretaciones a nivel específico debido a que se detectaron diferencias de tamaño importantes entre los especímenes de las diferentes especies reconocidas por Scott (1910). De acuerdo a los análisis de TAC la especie más grande de *Theosodon* (*T. garretorum*) se alimentaría tanto de gramíneas como de dicotiledóneas, dependiendo de la disponibilidad (dietas intermedias), mientras que las especies más gráciles y pequeñas podrían incorporar un mayor componente de dicotiledóneas en su dieta. Como se mencionó anteriormente, los resultados de ecomorfolología de MG de la mandíbula sugieren que *Theosodon* podría forrajear en ambientes mixtos a abiertos como los camellos y dromedarios actuales, ambos de dietas intermedias. Por lo tanto, para las hipótesis de preferencia de hábitat se propone que *Theosodon* podría frecuentar tanto ambientes cerrados como mixtos.

Para el caso de *Astrapotherium*, debido a su peculiar morfología, los análisis de TAC no son concluyentes. Sin embargo, sumados a la evidencia aportada desde los análisis de MG de mandíbula, se pueden postular hábitos más generalizados para *Astrapotherium*, con preferencia por ambientes más cerrados y una dieta sin predominio de gramíneas por sobre las dicotiledóneas. No se descarta la posibilidad de la incorporación ocasional de frutos.

Las hipótesis propuestas a partir de la ecomorfolología fueron reevaluadas mediante el análisis de la mecánica mandibular. Para ello se realizó la descripción cualitativa y cuantitativa de la *forma* enfatizando aquellos rasgos relacionados a los sitios de origen e inserción de los principales músculos masticatorios (*m. masseter* y *m. temporalis*) con fin de calcular los brazos de entrada en el sistema mecánico conformado por la mandíbula. Para el análisis mecánico se tomó como punto de partida el modelo geométrico propuesto por Vizcaíno *et al.* (1998), diseñado para comparar la ventaja mecánica del aparato masticatorio de especies fósiles en los que la orientación de la línea de acción de los músculos masticatorios no puede ser inferida o es incierta. En esta tesis se extendió dicho modelo para ser utilizado en tres dimensiones y así incorporar información sobre la componente lateral de las fuerzas de entrada que se pierde en el análisis bidimensional. El modelo propuesto demostró ser útil ya que las conclusiones extraídas de la muestra de prueba (que incluyó a mamíferos herbívoros, carnívoros y omnívoros) fueron congruentes con la mecánica masticatoria de dichos grupos (Maynard Smith y Savage 1954; Crompton y Hiiemäe 1969; Greaves 1974, 1985, 1988; Covey y Greaves 1994).

En el análisis de la mecánica mandibular para la fauna santacrucense se interpreta que los notoungulados (con la excepción de *Pachyrukhos*) no se comportan según el modelo biomecánico de herbivoría de los ungulados actuales. La configuración del sistema de palancas mandibular de los nesodontinos e interatéridos no muestra predominio de un músculo por sobre el otro (ya sea de la ventaja mecánica o del desarrollo de la masa muscular). Sin embargo, en la intersección entre premolares y molares, estos dos grupos (Nesodontinae e Interatheriidae) poseen una mejor ventaja mecánica para la fuerza del *m. masseter* sobre el *m. temporalis*, aumentando la componente lateral de fuerza (provista por el *m. masseter*) sobre la serie molar. Esto sugiere que, a pesar de poseer una configuración más generalizada (de acuerdo al criterio de Turnbull 1970) sobre la región posterior de la serie dentaria masticatoria, hay un predominio (no muy marcado) de la componente lateral durante la masticación, al igual que en las formas herbívoras actuales (Maynard Smith y Savage 1954; Turnbull 1970; Greaves 1974). Por otro lado, *Pachyrukhos* posee una relación de brazos de palanca característica de los herbívoros actuales, mejor ventaja mecánica para la fuerza y predominancia de masa muscular por parte del *m. masseter*.

Un hecho remarcable en la mecánica mandibular de *Adinotherium*, que de acuerdo a los análisis ecomorfológicos sigue el patrón de un ungulado “típico”, es que registra la mejor ventaja mecánica para la fuerza sobre el hocico entre todos los ungulados santacrucenses, siendo incluso superior a la de carnívoros especializados como el puma. Esto no debe interpretarse como una especialización hacia hábitos tróficos carnívoros, sino que permitiría plantear hipótesis comportamentales a contrastar. Por ejemplo, podrían postularse conductas agresivas entre los machos, de forma similar a lo que ocurre en los hipopótamos, lo cual podría explicarse por un mayor desarrollo de los incisivos laterales hipertrofiados.

En los Litopterna santacrucenses, las relaciones de los brazos de momento del *m. masseter* (de valores comparable a los del dromedario) poseen una mejor ventaja mecánica para la fuerza que el *m. temporalis*. En este grupo se mejora la componente lateral de masticación. Desde un punto de vista biomecánico los Litopterna se comportan como ungulados “típicos”, siendo *Theosodon* (a pesar de su mayor tamaño corporal) la forma más grácil del grupo. A su vez, *Theosodon* posee una diferenciación de ventaja mecánica del extremo del hocico respecto a los dientes yugales, siendo ésta más conveniente para desarrollar velocidad que fuerza. La particular morfología craneana (con retracción de las narinas) y los incisivos caniniformes, le dan a *Theosodon* un aspecto particular en la región del rostro. Esta diferenciación, morfológica y biomecánica del rostro, en particular sobre los incisivos, sugiere que estos últimos no sólo participarían en la toma del alimento, sino que

además cumplirían otras funciones (quizás participar en interacciones intraespecíficas no necesariamente agresivas).

Si bien se ha propuesto que las fuerzas masticatorias requeridas para triturar las gramíneas son mayores que para las dicotiledóneas (Solounias y Dawson-Saunders 1988; Mendoza *et al.* 2002), aún no han sido descritas y/o verificadas. Clauss *et al.* (2008b; Tabla 3.1) señalan que las gramíneas son más resistentes a la trituración que las dicotiledóneas. Esto es coherente con una mayor ventaja mecánica para la fuerza cuando se consideran ambos músculos (*m. masseter* y *m. temporalis*) actuando en conjunto en el sistema de palancas (Cap. V.4 Mecánica masticatoria). Los notoungulados, caracterizados como formas pastadoras, poseen en general una mayor ventaja mecánica para la fuerza que los proterotéridos (Litopterna), los que han sido caracterizados como ramoneadores.

Inspirada en el trabajo de Janis (1995), quien enumera las variables craneo-dentarias de mayor utilidad para la caracterización ecomorfológica de los taxones fósiles, Bargo (2001) incorpora la superficie oclusal dentaria (OSA) para realizar inferencias sobre fisiología digestiva de perezosos fósiles. Gould (1975) propuso que el área oclusal postcanina de los mamíferos debería seguir una relación con respecto a la masa corporal que cumpla con los requerimientos metabólicos. Estas relaciones no se investigaron detalladamente hasta hace unos diez años. Mientras que Pérez-Barbería y Gordon (2001) aproximaron OSA a un rectángulo al multiplicar el largo y el ancho de las piezas dentarias, Vizcaíno *et al.* (2006b) tuvieron en cuenta los repliegues y fosetas, ajuste que resultó más apropiado para la peculiar morfología de los dientes de perezosos y gliptodontes. Vizcaíno *et al.* (2006b) y Bargo y Vizcaíno (2008) propusieron que el análisis de OSA respecto a la masa corporal permite realizar inferencias sobre tasas metabólicas y proponer hipótesis de fisiología digestiva, reflejando diferencias en la capacidad del procesar alimento en la cavidad oral y el tratamiento en el tracto digestivo.

En esta tesis, se siguió el mismo procedimiento propuesto por estos autores para formalizar hipótesis sobre la fisiología de la digestión de los ungulados santacrucenses. Éstos presentan valores de OSA en el rango esperado para los mamíferos herbívoros de similar tamaño o incluso mayor. En primera instancia esto sugiere que los Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria tendrían tasas metabólicas basales y requerimientos energéticos similares a las de los mamíferos herbívoros actuales. Esto los diferencia de los xenartros santacrucenses herbívoros (perezosos y gliptodontes), los que tendrían menores tasas metabólicas que los herbívoros afroterios, caviomorfos, artiodáctilos y perisodáctilos actuales (Vizcaíno *et al.* 2006b; Bargo y Vizcaíno 2008; Vizcaíno *et al.* en prensa-b). Los perezosos y gliptodontes

constituyen un grupo de herbívoros santacrucenses muy diverso y bien representado en los mismos afloramientos y niveles que los ungulados (Vizcaíno *et al.* 2010). Además presentan rangos de tamaño que se solapan con los *ungulados medianos*, por ejemplo, los perezosos se encuentran entre 40 y 80 kg. (Vizcaíno *et al.* 2010) mientras que los gliptodontes entre los 73 y 120 kg. (Vizcaíno *et al.* en prensa-b). Estas diferencias indican que los ungulados santacrucenses tendrían un mayor requerimiento energético que ambos grupos de xenartros además de una mayor capacidad de procesamiento en la cavidad oral. Por lo tanto, para un mismo tipo y/o calidad de alimento, los últimos requerirían menores tasas de ingesta sugiriendo que el metabolismo podría funcionar como otro factor de partición del recurso vegetal a nivel de grandes grupos o jerarquías supra ordinales.

Entre los ungulados santacrucenses, los Litopterna poseen mayor superficie oclusal dentaria disponible para triturar alimentos por unidad de masa que los notoungulados. Si la fisiología digestiva y metabólica puede ser inferida a partir de rasgos cráneo-dentarios, como la superficie oclusal dentaria (Gould 1975; Janis y Fortelius 1988; Janis y Constable 1993; Janis 1995; Vizcaíno *et al.* 2006b), esto permitiría sugerir que los Litopterna, y en especial los proterotéridos, realizaban un tratamiento intensivo del alimento en la cavidad oral (comparable a équidos de tamaño similar) en lugar de una especialización hacia una fisiología digestiva comparable a la rumiación.

Para el caso de los notoungulados, se pueden plantear dos escenarios no necesariamente contrapuestos. Por un lado, tomando en cuenta las hipótesis de una dieta compuesta principalmente por gramíneas y la menor disponibilidad de superficie triturante por unidad de masa, tendrían una capacidad digestiva superior a los Litopterna. Por otro lado, la configuración de una mecánica masticatoria mejor preparada para el desarrollo de fuerza durante la masticación (que no necesariamente se corresponde con la de los ungulados holárticos), la presencia de una mandíbula muy robusta y un mayor IH podrían estar compensando el hecho de tener menor OSA por unidad de masa para el procesamiento en la cavidad oral. Clauss *et al.* (2008b) señalan que en los ramoneadores, debido a la naturaleza de su alimento, este se fermentaría más rápido y por consiguiente tendrían menor tiempo de retención. Esto llevaría a los ramoneadores a realizar ingestas en períodos de tiempo más cortos y con mayor frecuencia que los pastadores (Hofmann 1989; Hummel *et al.* 2006), es decir, los ramoneadores tendrían altas ingestas en relación a los pastadores (Owen-Smith 1982). Según Clauss *et al.* (2007) las diferencias entre la cantidad de ingesta y el tiempo de retención serían de utilidad para la diferenciación de ambos gremios. Tomando en cuenta esta línea de razonamiento, una mayor capacidad de procesamiento en la cavidad oral por sobre

una mayor capacidad digestiva en los Proterotheriidae es coherente con una dieta ramoneadora típica ya que conlleva a mayores ingestas que en los pastadores. Para el caso de los Notoungulata, la menor disponibilidad de superficie triturante por unidad de masa, sumado a una dieta pastadora (lo que implica menor frecuencia de ingesta y mayor tiempo de retención) no se contradice con una mejor capacidad digestiva.

Reguero *et al.* (2010) proponen que la hipsodoncia debe ser evaluada junto con la masa corporal y la complejidad de las coronas. Si bien no cuantificaron esta última propiedad, estos autores encuentran que las formas más hipsodontes poseen cualitativamente menor complejidad del patrón oclusal de las coronas. Por otro lado, Stone y Telford (2005), concluyen que la dimensión fractal es un excelente parámetro para evaluar la complejidad de las crestas de esmaltes en proboscideos. Por consiguiente, para validar las hipótesis planteadas, en análisis futuros deberían evaluarse en conjunto la relación entre cuatro variables, *i.e.*, OSA, IH, masa corporal y dimensión fractal del patrón de la corona dentaria.

Habiendo discutido todos los aspectos involucrados en las especializaciones del aparato masticatorio de los ungulados santacrucenses y su relación con las preferencias de hábitat y de dieta, resta formular generalizaciones paleobiológicas.

Los notoungulados santacrucenses muestran características que permiten asociarlos a ambientes abiertos y una dieta compuesta mayoritariamente por gramíneas.

Entre los Nesodontinae, *Nesodon* se caracteriza por ser el único notoungulado con dieta intermedia pudiendo incorporar tanto gramíneas como dicotiledóneas de acuerdo a su disponibilidad, mientras que *Adinotherium* tendría hábitos más pastadores.

Todos los Typotheria habitarían en ambientes abiertos alimentándose predominantemente de gramíneas, encontrándose para *Protypotherium* hábitos similares a *Procavia* (Hyracoidea). Por otro lado, la peculiar morfología rodentiforme y los hábitos de vida no relacionados con la alimentación propiamente dicha, como posibles hábitos cavadores (Elissamburu 2004), podrían estar sesgando las interpretaciones relacionadas a *Interatherium*, *Pachyrukhos* y *Hegetotherium*.

Entre los Litopterna, todos los proterotéridos (*Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Thoatherium* y *Diadiaphorus*) fueron caracterizados como habitantes de ambientes cerrados de hábitos ramoneadores (más similares a los ramoneadores perisodáctilos que artiodáctilos) alimentándose principalmente de dicotiledóneas. Estas interpretaciones se corresponden con las propuestas previas (Cifelli y Guerrero 1997; Soria 2001). De modo que, tal como fuera propuesto por Kramarz y Bond (2005) para otras faunas miocénicas, los proterotéridos

miocénicos pueden ser caracterizados como formas indicadoras de ambientes con cobertura arbórea.

Los macrauquénidos del género *Theosodon* habitarían en ambientes mixtos a cerrados manteniendo una dieta intermedia (similar a lo que ocurre con los camélidos), sin descartarse que al menos las especies más gráciles del género incorporaran una mayor proporción de dicotiledóneas.

Astrapotherium se ubica entre las formas de ambientes cerrados. Las interpretaciones sobre hábitos alimentarios no son concluyentes, tal vez debido a su peculiar morfología. Sin embargo puede sugerirse una dieta intermedia, con una mayor componente de dicotiledóneas sin descartar el consumo de frutos blandos (de modo similar a los tapires).

Vizcaíno *et al.*(2010) realizaron un trabajo paleoecológico de base para la formulación de hipótesis de la comunidad de mamíferos herbívoros santacrucenses. Estos autores proponen como hipótesis de trabajo para los ungulados santacrucenses que la coexistencia de diferentes linajes, implican una marcada partición del uso del recurso vegetal como fuente de alimento y que los diferentes linajes desarrollaron mecánicas masticatorias comparables a las de los ungulados, roedores y lagomorfos actuales. Las interpretaciones de la paleobiología de los ungulados de la Formación Santa Cruz propuestas en esta tesis permitirían sustentar la hipótesis de trabajo planteada en el objetivo general de la misma acerca de la partición del uso del recurso vegetal.

El rango de preferencia de ambientes y dietario de los ungulados de la Formación Santa Cruz abarca desde taxones pastadores de ambientes abiertos (*Protypotherium*) como ramoneadores de ambientes cerrados (Protherotheriidae), junto a formas más generalizadas de dietas intermedias como *Nesodon*, *Theosodon* y *Astrapotherium*. No se han hallado, a través de los análisis ecomorfológicos y morfofuncionales, evidencias de taxones atribuidos a dietas omnívoras o frugívoras estrictas. Asimismo, se ha detectado un amplio rango de tamaño corporal que va desde aproximadamente 1,5 kg (*Interatherium* y *Pachyrhinos*) hasta formas que podrían sobrepasar los 1000 kg (*Astrapotherium*).

Esta partición de nichos está basada en el uso diferencial de ambientes abiertos, mixtos y cerrados y en la diferenciación de la dieta reflejada principalmente en tres atributos biológicos: (1) tamaño corporal, (2) *forma* y función de los rasgos cráneo-dentarios y (3) requerimientos energéticos.

VII. CONCLUSIONES

El objetivo general de esta tesis fue contrastar la siguiente hipótesis de trabajo:

“La coexistencia de numerosos ungulados de distintos linajes, implica una acusada partición del uso de la vegetación como recurso alimentario, que se puede establecer a partir de la interpretación de la morfología cráneo-dentaria”.

Para ello se realizó un análisis morfológico de las principales estructuras relacionadas con el aparato masticatorio para cumplir con objetivos particulares que se abordaron de la siguiente manera:

1. se realizaron estimaciones de masa corporal basadas en ecuaciones disponibles en la literatura y se propusieron alternativas basadas en el tamaño del centroide
2. se efectuaron análisis de alometría ontogenética
3. se realizaron análisis ecomorfológicos incorporando técnicas de aprendizaje computacional y de morfometría geométrica
4. se realizó un análisis de la mecánica mandibular para lo cual se propuso una extensión al plano tridimensional de un modelo geométrico
5. se propusieron hipótesis sobre la fisiología digestiva
6. se realizó una generalización paleoecológica a partir de las interpretaciones de los análisis realizados.

De este modo se pretendió cumplir con los objetivos propuestos dentro del marco teórico elegido basado en describir la *forma*, modelar o inferir la *función*, generar hipótesis sobre las *facultades* y especular sobre el *rol biológico*.

Los análisis realizados permitieron contextualizar en un marco teórico ecomorfológico y morfofuncional las interpretaciones clásicas sobre la selección de ambientes y dieta de los ungulados de la Formación Santa Cruz. A continuación se detallan las conclusiones más relevantes:

- El tamaño del centroide es una medida muy útil para la estimación de masa corporal y constituye una especie de consenso entre las posibles subestimaciones o sobreestimaciones que suelen obtenerse a partir de medidas lineales cráneo-dentarias.
- Las estimaciones de masa corporal obtenidas permiten agrupar a los ungulados santacruceses en tres clases de tamaño: (1) *ungulados pequeños* [1 a 10 kg]

incluye a todos los Typotheria; (2) *ungulados medianos* [10 a 100 kg] incluye a todos los Proterotheriidae, *Adinotherium* (Toxodontidae: Notoungulata) y las especies más gráciles del género *Theosodon* (Macraucheniidae: Litopterna); (3) *ungulados de gran porte* [100 a 1000 kg] incluye a *Theosodon garretorum* (Macraucheniidae: Litopterna), *Nesodon* (Toxodontidae: Notoungulata) y *Astrapotherium magnum* (Astrapotheria).

- La mayor diversidad taxonómica y morfológica está conformada por *ungulados pequeños a medianos* (i.e., < 100 kg).
- La morfología conservativa de los Nesodontinae (*Adinotherium* y *Nesodon*) se ve reflejada en tendencias de alometría de crecimiento comunes. Sin embargo, existen diferencias en las trayectorias ontogenéticas entre ambos taxones, principalmente en los rasgos asociados al aparato masticatorio, interpretadas en favor de una diferenciación de uso del recurso vegetal para disminuir la competencia entre los juveniles no lactantes de *Nesodon* y subadultos de *Adinotherium*.
- De acuerdo con el análisis ecomorfológico utilizando técnicas de aprendizaje computacional, todos los Notoungulata (*Adinotherium*, *Nesodon*, *Protypotherium*, *Interatherium*, *Hegetotherium* y probablemente *Pachyrukhos*) habitaban y/o forrajeaban en ambientes abiertos. Por su parte, todos los Litopterna (*Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Diadiaphorus* y *Thoatherium*) y Astrapotheria (*Astrapotherium*) habitaban y/o forrajeaban en ambientes cerrados.
- La morfometría geométrica resultó ser una herramienta muy útil para detectar la proporción de la variación de forma debida a la deformación por carga litostática en la muestra seleccionada para los estudios, la cual fue muy baja (3%) de modo que no produce *artefactos* en los análisis ecomorfológicos utilizados.
- Los análisis morfogeométricos de cráneo no permitieron revelar patrones ecomorfológicos.
- Los análisis morfogeométricos de la mandíbula son muy útiles para el análisis de la relación entre *forma* y función dado que la mandíbula posee una mayor plasticidad ecofenotípica y acarrea menor información filogenética.
- Los análisis morfogeométricos de la mandíbula brindan soporte a las caracterizaciones tróficas realizadas mediante las técnicas de aprendizaje computacional para todos los ungulados santacrucenses con la excepción de *Pachyrukhos*, el cual podría habitar en ambientes más cerrados, y de *Theosodon*, el que podría habitar en ambientes mixtos.

- La extensión al plano tridimensional del modelo geométrico en 2D propuesto por Vizcaíno *et al.* (1998) para el análisis de la mecánica masticatoria en taxones fósiles demostró (1) ser aplicable arrojando resultados coherentes en la muestra de prueba y (2) ser muy útil para la interpretación y contraste de las hipótesis generadas a partir de los estudios ecomorfológicos.
- Los análisis de mecánica masticatoria indican que, con excepción de *Pachyrhinos* (el cual muestra una configuración comparable a los herbívoros pastadores actuales), todos los Notungulata presentan una configuración generalizada sin predominio y/o ventaja mecánica de una de las masas musculares (*m. masseter* y *m. temporalis*) por sobre la otra.
- Los Litopterna poseen una configuración del sistema de palancas con un predominio de la ventaja mecánica del *m. masseter* por sobre el *m. temporalis*, enfatizando la componente lateral como sucede en la mayoría de los ungulados herbívoros actuales.
- Para *Astrapotherium* las ventajas mecánicas del *m. masseter* y *m. temporalis* son muy similares a lo largo de toda la mandíbula (con valores similares al tapir), sin un predominio de una musculatura por sobre la otra. Sobre el extremo de la mandíbula, donde los incisivos inferiores no ocluyen contra dientes superiores o los premaxilares, se favorece la ventaja mecánica para la velocidad por sobre la fuerza.
- La relación entre el área de desgaste oclusal dentaria y el tamaño corporal indicaría que todos los ungulados santacrucenses analizados (Notungulata, Litopterna y Astrapotheria) tenían tasas metabólicas basales equivalentes a los herbívoros actuales. Entre los Notungulata, los Typotheria podrían compensar una menor capacidad de procesamiento en la cavidad oral con una fisiología digestiva más eficiente. Los Litopterna tendrían mayor capacidad de procesamiento del alimento en la cavidad oral, en lugar de una fisiología digestiva más eficiente.
- La partición del nicho herbívoro está basada en el uso diferencial de ambientes (abiertos, mixtos y cerrados) y en la diferenciación de la dieta reflejada principalmente en tres atributos biológicos: (1) tamaño corporal, (2) *forma* y función de los rasgos cráneo-dentarios y (3) requerimientos energéticos.
- Los *ungulados pequeños* (Typotheria) serían pastadores de ambientes abiertos. *Interatherium* y *Pachyrhinos* exageran los rasgos atribuibles a hábitos pastadores,

mientras que *Hegetotherium* exagera los rasgos indicativos de ambientes más abiertos.

- Entre los *ungulados medianos*, los proterotéridos (*Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Thoatherium* y *Diadiaphorus* serían ramoneadores de ambientes cerrados. Las especies gráciles de *Theosodon* tendrían dietas intermedias a más ramoneadoras en ambientes mixtos. *Adinotherium* sería una forma pastadora de ambientes abiertos.
- Todos los *ungulados de gran porte* tendrían dietas intermedias. *Theosodon garretorum* habitaría ambientes mixtos, *Nesodon* ambientes abiertos y *Astrapotherium* ambientes más cerrados.

Finalmente, se destaca la importancia de utilizar análisis alternativos (biomecánica, morfometría geométrica y ecomorfología en el caso de esta tesis) para una mejor comprensión de la paleobiología de formas pertenecientes a linajes sin representantes actuales. El esclarecimiento de las relaciones filogenéticas en estos grupos ayudará a contextualizar las hipótesis planteadas desde la perspectiva morfofuncional en un marco evolutivo. Es importante señalar el hecho de que los Typotheria (con excepción de *Protypotherium*) no se corresponden con el modelo de los ungulados holárticos. Por lo tanto, otros análogos vivientes como roedores caviomorfos o lepóridos deberían utilizarse en el futuro para contrastar las hipótesis generadas en esta tesis. Otro tipo de evidencias (*e.g.*, isotópica, bioquímica, palinológicas, etc.) son necesarias para contrastar las conclusiones expuestas y lograr una reconstrucción mas precisa del comportamiento alimenticio de los ungulados santacruceses.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- ABDALA, F., D. A. FLORES, Y N. P. GIANNINI. 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*, *Journal of Mammalogy* 82:190–200.
- ACKERLY, D. D. 2000. Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrast, *Evolution* 54:1480–1492.
- ALEXANDER, R. M., S. A. JAYES, G. M. O. MALOIY, Y M. E. WATHUTA. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*), *Journal of Zoology* 189:305–314.
- ALEXANDER, R. M. 1983. *Animal Mechanics*, 2nd ed. Blackwell, Oxford.
- ALEXANDER, R. M. 1985. Body support, scaling and allometry, Pp. 27–37 en *Functional vertebrate morphology* (M. Hildebrand y D. B. Wake, eds.). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- AMEGHINO, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata, *Boletín del Museo La Plata* 1:1–26.
- AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina, *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6:1–1027.
- AMEGHINO, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie, *Boletín De La Academia De Ciencias De Córdoba* 13:259–452.
- AMEGHINO, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina, Pp. 113–255 en *Censo Nacional de la República Argentina, Tomo I (Territorio), Capítulo I, Parte 3*, Buenos Aires.
- AMEGHINO, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina, *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56:193–208.
- AMEGHINO, F. 1907. Les toxodontes à cornes, *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 16:49–91.
- ANDERSON, J. F., A. HALL-MARTIN, Y D. A. RUSSELL. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs, *Journal of Zoology* 207:53–61.
- ANDREWS, P., J. M. LORD, Y E. M. N. EVANS. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas, *Biological Journal of the Linnean Society* 11:177–205.
- ARNOLD, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness, *American Zoologist* 23:347–361.
- ASHER, R. J., Y K. M. HELGEN. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny, *BMC Evolutionary Biology* 10:1–9.
- AXMACHER, H., Y R. R. HOFMANN. 1988. Morphological characteristics of the masseter muscle of 22 ruminant species, *J. Zool.* 215:463–473.
- BARČIOVÁ, L. 2009. Advances in insectivore and rodent systematics due to geometric morphometrics, *Mammal Review* 39:80–91.
- BARGO, M. S., S. F. VIZCAÍNO, F. M. ARCHUBY, Y E. R. BLANCO. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene–Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra), *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:743–754.
- BARGO, M. S. 2001. El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de Argentina. Morfometría y biomecánica, 344 pp., Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

- BARGO, M. S. 2003. Biomechanics and palaeobiology of the Xenarthra: the state of the art, *Senckenbergiana Biologica* 83:41-50.
- BARGO, M. S., G. DE IULIIS, Y S. F. VIZCAÍNO. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths, *Acta Palaeontologica Polonica* 51:53-61.
- BARGO, M. S., Y S. F. VIZCAÍNO. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus, *Ameghiniana* 45:175-196.
- BARGO, M. S., S. F. VIZCAÍNO, Y R. F. KAY. 2009. Predominance of orthal masticatory movements in the early Miocene *Eucholaeops* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) and other megatherioid sloths, *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:870-880.
- BARREDA, V., Y L. PALAZZESI. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the paleogene-early neogene: Origin of arid-adapted floras, *Botanical Review* 73:31-50.
- BECK, R. M. D., O. R. P. BININDA-EMONDS, M. CARDILLO, F.-G. R. LIU, Y A. PURVIS. 2006. A higher-level MRP supertree of placental mammals, *BMC Evolutionary Biology* 6:93-107.
- BIKNEVICIUS, A. R., D. A. MCFARLANE, Y R. D. E. MACPHEE. 1993. Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: Estimates and implications, *American Museum Novitates* 3079:1-25.
- BILLET, G., C. BLONDEL, Y C. D. DE MUIZON. 2009. Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274:114-124.
- BILLET, G. 2010. New Observations on the Skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and New Phylogenetic Hypotheses on South American Ungulates, *Journal of Mammalian Evolution* 17:21-59.
- BININDA-EMONDS, O. R. P., ET AL. 2007. The delayed rise of present-day mammals, *Nature* 446:507-512.
- BOCK, W. J., Y G. VON WAHLERT. 1965. Adaptation and the form-function complex, *Evolution* 19:269-299.
- BODMER, R. E. 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forest, *Oecologia* 81:547-550.
- BOGDANOWICZ, W., J. JUSTE, R. D. OWEN, Y A. SZTENCEL. 2005. Geometric morphometrics and cladistics: Testing evolutionary relationships in mega- and microbats, *Acta Chiropterologica* 7:39-49.
- BONAPARTE, J. F., Y J. MORALES. 1997. Un primitivo Notonychopidae (Litopterna) del Paleoceno inferior de Punta Peligro, Chubut, Argentina, *Estudios Geológicos* 53:263-274.
- BOND, M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes, Pp. 187-190 en *Simposio "Evolución de los Vertebrados Cenozoicos", IV congreso argentino de paleontología y bioestratigrafía. Actas 2*, Mendoza, 23-27 Noviembre, 1986.
- BOND, M., E. CERDEÑO, Y G. M. LÓPEZ. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur, Pp. 259-275 en *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental* (M. T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni, eds.). CSIC, Madrid.
- BOND, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis, Pp. 177-205 en *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* (E. P. Tonni y A. L. Cione, eds.). A.A. Balkema, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula (Rabassa, J., Salemme, M., eds.), Rotterdam, Holanda.

- BOND, M., D. PEREA, M. UBILLA, Y A. A. TAUBER. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Lipopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene, *Palaeovertebrata* 30:37-50.
- BOND, M., Y M. GARCÍA. 2002. Nuevos restos de toxodonte (Mammalia, Notoungulata) en estratos de la Formación Chucal, Mioceno, Altiplano de Arica, norte de Chile, *Revista Geológica de Chile* 29:81-91.
- BONDESIO, P. 1986. Lista sistemática de los vertebrados terrestres del cenozoico de Argentina., Pp. 187-190 en *Simposio "Evolución de los Vertebrados Cenozoicos", IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 2*, Mendoza, 23-27 Noviembre, 1986.
- BOOKSTEIN, F. L. 1986. Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment, *Statistical Science* 1:181-222.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometrics tools for landmark data. Geometry and biology*. Cambridge University Press, New York, USA.
- BOOKSTEIN, F. L. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics, Pp. 131-151 en *Advances in Morphometrics* (L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor y D. E. Slice, eds.). Plenum Press, New York.
- BOUÉ, C. 1970. Morphologie fonctionnelle des dents labiales chez les ruminants, *Mammalia* 34:696–711.
- BOWN, T. M., Y C. N. LARRIESTRA. 1990. Sedimentary paleoenvironments and fossil platyrrhinae localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina, *Journal of Human Evolution* 19:87-119.
- BOWN, T. M., Y J. G. FLEAGLE. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America, *Journal of Paleontology* 67.
- BREIMAN, L., J. H. FRIEDMAN, R. A. OLSHEN, Y C. J. STONE. 1984. *Classification and Regression Trees*. CRC Press LLC, Florida.
- BRINKMAN, P. 2003. Bartholomew James Sullivan's discovery of fossil vertebrates in the Tertiary beds of Patagonia, *Archives of Natural History* 30:56–74.
- BROWN, J. H., Y G. B. WEST. 2000. *Scaling in biology*. Oxford University Press, New York.
- BROWN, J. H., V. K. GUPTA, B.-L. LI, B. T. MILNE, C. RESTREPO, Y G. B. WEST. 2002. The Fractal Nature of Nature: Power Laws, Ecological Complexity and Biodiversity, *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 357:619-626.
- CALDER, W. A. 1996. *Size, function and life history*. Harvard University Press, Cambridge.
- CARDINI, A., Y S. ELTON. 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons, *Biological Journal of the Linnean Society* 93:813-834.
- CASSINI, G. H., M. MENDOZA, M. S. BARGO, Y S. F. VIZCAÍNO. 2007. Técnicas de aprendizaje computacional e inferencias de paleoautoecología de los Notoungulata (Mammalia, Meridiungulata) de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina, P. 91R in *Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina -50º Aniversario Ameghiniana*. Ameghiniana, Corrientes, Argentina.
- CASSINI, G. H., M. S. BARGO, Y S. F. VIZCAÍNO. 2008. Superficie oclusal dentaria de los Proterotheriidae (Mammalia, Lipopterna) de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina, P. 23R in *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. Ameghiniana, Plaza Huincul, Neuquén Argentina.
- CASSINI, G. H. 2009. Aproximación y limitaciones de la Ecomorfología aplicada al estudio del aparato masticatorio de ungulados (Mammalia, Meridiungulata) de la Formación

- Santa Cruz (Mioceno temprano), Patagonia, Argentina, P. 14R in *XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Ameghiniana, San Rafael, Mendoza, Argentina.
- CAUMUL, R., Y P. D. POLLY. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia), *Evolution* 59:2460–2472.
- CERDEÑO, E., Y M. BOND. 1998. Taxonomic Revision and Phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Late Miocene to the Pleistocene of Argentina, *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:799–811.
- CERDEÑO, E., J. CHIESA, Y G. OJEDA. 2008. Presence of *Oxydontherium* (Macraucheniiidae, Litopterna) in the Río Quinto Formation, San Luis (Argentina), *Journal of South American Earth Sciences* 25.
- CIFELLI, R. L. 1983. The Origin and Affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia), *American Museum Novitates* 2772:1-49.
- CIFELLI, R. L., Y M. F. SORIA. 1983. Systematics of the Adianthidae (Litopterna, Mammalia), *American Museum Novitates* 2771:1-25.
- CIFELLI, R. L. 1985. South American ungulate evolution and extinction, Pp. 249-266 en *The Great American Biotic Interchange* (F. G. Stehli y S. D. Webb, eds.). Plenum Press, New York.
- CIFELLI, R. L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates, Pp. 195-216 en *Mammals Phylogeny: Placentals* (F. S. Szalay, M. J. Novacek y M. C. McKenna, eds.). Springer-Verlag, New York and London.
- CIFELLI, R. L., Y J. G. GUERRERO. 1997. Litopterns, Pp. 289-302 en *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- CIOŚ, K., W. PEDRYCZ, Y R. W. SWINIARSKI. 1998. *Data Mining Methods for Knowledge Discovery*. Kluwer Publishers, Boston.
- CLAUDE, J. 2008. *Morphometrics with R*. Springer, New York.
- CLAUSS, M., W. J. STREICH, A. SCHWARM, S. ORTMANN, Y J. HUMMEL. 2007. The relationship of food intake and ingesta passage predicts feeding ecology in two different megaherbivore groups, *Oikos* 116:209–216.
- CLAUSS, M., R. R. HOFMANN, W. J. STREICH, J. FICKEL, Y J. HUMMEL. 2008a. Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants, *Oecologia* 157:377-385.
- CLAUSS, M., T. KAISER, Y J. HUMMEL. 2008b. The Morphophysiological Adaptations of Browsing and Grazing Mammals en *The Ecology of Browsing and Grazer* (I. J. Gordon y H. H. T. Prins, eds.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- CLIFFORD, A. B., Y L. M. WITMER. 2004a. Case studies in novel narial anatomy: 2. The enigmatic nose of moose (Artiodactyla: Cervidae: *Alces alces*), *Journal of Zoology* 262:339–360.
- CLIFFORD, A. B., Y L. M. WITMER. 2004b. Case studies in novel narial anatomy: 3. Structure and function of the nasal cavity of saiga (Artiodactyla: Bovidae: *Saiga tatarica*), *Journal of Zoology* 264:217–230.
- COCK, A. G. 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals, *Quarterly Review of Biology* 41:131-190.
- COPES, L. E., Y G. T. SCHWARTZ. 2010. The scale of it all: postcanine tooth size, the taxon-level effect, and the universality of Gould's scaling law, *Paleobiology* 36:188–203.

- COVEY, D. S. G., Y W. S. GREAVES. 1994. Jaw dimensions and torsion resistance during canine biting in the Carnivora, *Canadian Journal of Zoology* 72:1055-1060.
- COX, P. G. 2007. A quantitative analysis of the Eutherian orbit: correlations with masticatory apparatus, *Biological Reviews*:1-35.
- CRESSIE, N. 1986. Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment, *Statistical Science* 1:226.
- CROFT, D. A. 1999. Placentals: endemic South American ungulates, Pp. 890-906 in *The Encyclopedia of Paleontology* (R. Singer, ed.). Fitzroy-Dearborn, Chicago.
- CROFT, D. A. 2000. Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores., Tesis Doctoral, The University of Chicago, Chicago.
- CROFT, D. A. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms), *Diversity and Distributions* 7:271–287.
- CROFT, D. A., J. J. FLYNN, Y A. R. WYSS. 2008. The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of south american mammal faunas, *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 66:191-211.
- CROFT, D. A., Y D. WEINSTEIN. 2008. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 269:103-114.
- CROMPTON, A. W., Y K. HIIEMÄE. 1969. How mammalian molar teeth work, *Discovery* 5:23-34.
- CHARNOV, E. L. 1993. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press, New York.
- CHRISTIANSEN, P., Y J. M. HARRIS. 2005. Body Size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae), *Journal of Morphology* 266:369–384.
- DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals, *Nature* 290:699-700.
- DAMUTH, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use, *Biological Journal of the Linnean Society* 31:193–246.
- DAMUTH, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements, Pp. 229-253 en *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- DAMUTH, J., Y B. J. MACFADDEN. 1990. Introduction: body size and its estimation, Pp. 1-10 en *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- DAMUTH, J. 1991. Of size and abundance, *Nature* 351:268–269.
- DAVIS, D. D. 1962. Allometric relationships in lions vs. domestic cats, *Evolution* 16:505–514.
- DE ESTEBAN-TRIVIGNO, S., M. MENDOZA, Y M. DE RENZI. 2008. Body mass estimation in Xenarthra: A predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals?, *Journal of Morphology* 269:1276-1293.
- DE IULIIS, G., M. S. BARGO, Y S. F. VIZCAÍNO. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium spp.* and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution, *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:743-754.

- DE MUIZON, C. D., Y R. L. CIFELLI. 2000. The “condylarths” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates, *Geodiversitas* 22:47-150.
- DEL RÍO, C. J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic análisis, *Journal of Paleontology* 78:1097–1122.
- DRESSINO, V., Y S. G. LAMAS. 2003. Teoría craneana funcional de Cornelis Jakob van der Klaauw: una teoría sobre adaptación morfológica, *Episteme, Porto Alegre* 16:99-110.
- DRYDEN, I. L., Y K. V. MARDIA. 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons, Chichester.
- EGI, N., M. TAKAI, N. SHIGEHARA, Y T. TSUBAMOTO. 2004. Body mass estimates for Eocene eosimiid and Amphipithecoid primates using prosimian and anthropoid scaling methods, *International Journal of Primatology* 25:211-236.
- ELISSAMBURU, A. 2004. Morphometric and morphofunctional analysis of the appendicular skeleton of Paedotherium (Mammalia, Notoungulata), *Ameghiniana* 41:363-380.
- ELISSAMBURU, A. 2010. Estudio biomecánico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* Flower 1873 (Mammalia, Notoungulata), *Ameghiniana* 47:25-43.
- EMERSON, S. B., Y D. M. BRAMBLE. 1993. Scaling, allometry and Skull design, Pp. 384–416 en *The skull* (J. Hanken y B. K. Hall, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- FARIÑA, R. A. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals, *Evolutionary Theory* 11:125-134.
- FARLOW, J. O., G. R. HURLBURT, R. M. ELSEY, A. R. C. BRITTON, Y W. LANGSTON JR. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians, *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:354-369.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method, *The American Naturalist* 125:1-15.
- FLEAGLE, J. G., T. M. BOWN, C. C. SWISHER III, Y G. A. BUCKLEY. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations, *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Trelew, Argentina, Actas*, :pp. 129–135.
- FLORES, D. A., N. P. GIANNINI, Y F. ABDALA. 2006. Comparative Postnatal Ontogeny of the Skull in the Australidelphian Metatherian *Dasyurus albopunctatus* (Marsupialia: Dasyuromorpha: Dasyuridae), *Journal of Morphology* 267:426–440.
- FLOWER, W. H. 1873. On a newly discovered extinct mammal from Patagonia (*Homalodotherium Cunninghami*), *Proceedings of the Royal Society of London* 21:383.
- FLOWER, W. H. 1874. On a newly discovered extinct ungulate mammal from Patagonia, *Homalodontotherium Cunninghami*, *Philosophical transactions of the Royal Society of London* 164:173–182.
- FORTELIUS, M. 1985. Ungulate cheek teeth: Developmental, functional, and evolutionary interrelations, *Acta Zoologica Fennica* 180:1–76.
- FORTELIUS, M. 1990. The mammalian dentition: a "tangle" view, *Netherland Journal of Zoology* 40:312-328.
- FREY, R., Y R. R. HOFMANN. 1996. Skull, proboscis musculature and preorbital gland in the saiga antelope and Guenther's dikdik (Mammalia, Bovidae), *Zool. Anz* 235:183-199.
- FROST, S. R., L. F. MARCUS, F. L. BOOKSTEIN, D. P. REDDY, Y E. DELSON. 2003. Cranial Allometry, Phylogeography, and Systematics of Large-Bodied Papionins (Primates: Cercopithecinae) Inferred from Geometric Morphometric Analysis of

- Landmark Data, *Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 275:1048-1072.
- GABBERT, S. L. 2004. The basicranial and posterior cranial anatomy of the families of the toxodontia, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 285:177-190.
- GARLAND JR, T., A. W. DICKERMAN, C. M. JANIS, Y. J. A. JONES. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation, *Systematic Biology* 42:265-292.
- GARLAND JR, T., A. F. BENNET, Y. E. REZENDE. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology, *The Journal of Experimental Biology* 208:3015-3035.
- GELFO, J. N., G. M. LÓPEZ, Y. M. BOND. 2008. A new Xenungulata (Mammalia) from the Paleocene of Patagonia, Argentina, *Journal of Paleontology* 82:329-335.
- GELFO, J. N., F. J. GOIN, M. O. WOODBURNE, Y. C. D. DE MUIZON. 2009. Biochronological relationships of the earliest south american paleogene mammalian faunas, *Palaeontology* 52:251-269.
- GIANNINI, N. P. 2003. Canonical Phylogenetic Ordination, *Systematic Biology* 52:684-695.
- GIANNINI, N. P., F. ABDALA, Y. D. A. FLORES. 2004. Comparative Postnatal Ontogeny of the Skull in *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae), *American Museum Novitates* 3460:1-17.
- GINGERICH, P. D., B. H. SMITH, Y. K. ROSSENBERG. 1982. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils, *Am. J. Phys. Anthropol.* 58:81-100.
- GINGERICH, P. D. 1990. Prediction of body mass in mammalian species from long bone lengths and diameters, *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 28:79-92.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R., I. ESCAPA, W. A. NEVES, R. CÚNEO, Y. H. M. PUCCIARELLI. 2008. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution, *Nature* 453:775-778.
- GOODALL, C. R. 1991. Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape, *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 53:285-339.
- GORDON, I. J., Y. A. W. ILLIUS. 1988. Incisor arcade structure and diet selection in ruminants, *Funct. Ecol.* 2:15-22.
- GORDON, I. J., Y. A. W. ILLIUS. 1994. The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants, *Oecologia* 98:167-175.
- GORDON, I. J., Y. A. W. ILLIUS. 1996. The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation, *Journal of Animal Ecology* 65:18-28.
- GOULD, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 41:587-640.
- GOULD, S. J. 1975. On the scaling of tooth size in mammals, *American Zoologist* 15:351-362.
- GOULD, S. J., Y. E. S. VRBA. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form, *Paleobiology* 8:4-15.
- GRAFEN, A. 1995. The phylogenetic regression, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 326:119-157.
- GREAVES, W. S. 1974. Functional implications of mammalian Jaw joint position, *Forma et Functio* 7:363-376.
- GREAVES, W. S. 1985. The generalized carnivore jaw, *Zoological Journal of the Linnean Society* 85:267-274.
- GREAVES, W. S. 1988. The maximum average bite force for a given jaw length, *Journal of Zoology* 214:295-306.
- GREAVES, W. S. 1991. The orientation of the force of the jaw muscles and the length of the mandible in mammals, *Zoological Journal of the Linnean Society* 102:367-374.

- HAIR, J. F., R. E. ANDERSON JR, R. L. TATHAM, Y W. C. BLACK. 1995. *Multivariate data análisis*, 4 ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- HATCHER, J. B. 1903. Narrative of the Princeton University Expeditions to Patagonia, March, 1896, to September, 1899, Pp. 1-134. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* Vol. I (W. B. Scott, ed.). Princeton University, Princeton, N. J.
- HAYSEN, V., Y T. H. KUNZ. 1996. Allometry of litter mass in bats: maternal size, wing morphology, and phylogeny *Journal of Mammalogy* 77:476–490.
- HILDEBRAND, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley & Sons, Inc, USA.
- HIRST, S. M. 1975. Ungulate habitat relationships in a South African woodland savanna ecosystem, *Wildlife Monographs* 44:1-60.
- HOFMANN, R. R., Y D. R. M. STEWART. 1972. Grazer or browser: A classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants, *Mammalia* 36:226-240.
- HOFMANN, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system, *Oecologia* 78:443–457.
- HOOD, C. S. 2000. Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals, *Hystrix* 11:77-90.
- HOROVITZ, I. 2004. Eutherian mammal systematics and the origins of South American ungulates as base on postcranial osteology, Pp. 63-79 en *Fanfare for an uncommon paleontologist: Papers in honor of Malcom C. McKenna* (M. R. Dawson y J. A. Lillengraven, eds.). Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, Vol. 36.
- HUEY, R. B., Y J. KINGSOLVER. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance, *TRENDS in Ecology and Evolution* 4:131-135.
- HUMMEL, J., K. H. SÜDEKUM, W. J. STREICH, Y M. CLAUS. 2006. Forage fermentation patterns and their implications for herbivore ingesta retention times, *Functional Ecology* 20:989–1002.
- HUXLEY, J. S. 1932. *Problems of relative growth*, Methuen: London. Reprinted 1972 ed. Dover Publications, New York.
- HUXLEY, J. S., Y G. TEISSIER. 1936. Terminology of relative growth, *Nature* 137:780-781.
- ILLIUS, A. W. 1997. Physiological adaptation in savanna ungulates, *Proceedings of the Nutrition Society* 56:1041–1048.
- JACKSON, J. B. C., Y D. H. ERWIN. 2006. What can we learn about ecology and evolution from the fossil record?, *TRENDS in Ecology and Evolution* 21:322–328.
- JANIS, C. M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in Ungulate Mammals, and the correlation of these factors with dietary preference, Pp. 367-387 en *Teeth Revisited: Proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology* (D. E. Russell, J. P. Santoro y D. Sigoneau-Russell, eds.). Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris.
- JANIS, C. M., Y D. EHRHARDT. 1988. Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates, *Zoological Journal of the Linnean Society* 92:267-284.
- JANIS, C. M., Y M. FORTELIUS. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors, *Biological Reviews* 63:197-230.
- JANIS, C. M. 1990a. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids, Pp. 255-300 en *Body Size in Mammalian Paleobiology:*

- Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- JANIS, C. M. 1990b. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences: a comparison of macropodoid and ungulate mammals, Pp. 349-366 en *Problems in vertebrate Biology and Phylogeny – an Australian Perspective* (S. Turner y A. Thulborn, eds.). Memoirs of the Queensland Museum.
- JANIS, C. M., Y E. CONSTABLE. 1993. Can ungulate craniodental features determine digestive physiology?, *Journal of Vertebrate Paleontology* 13:43A.
- JANIS, C. M. 1995. Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: Reciprocal illumination between living and fossil taxa, Pp. 76-98 en *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (J. J. Thomason, ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- JARMAN, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology, *Behaviour* 48:215-267.
- JARMAN, P. J., Y A. R. E. SINCLAIR. 1979. Feeding strategy and the pattern of resource-partitioning in ungulates, P. 389 en *Serengueti, dynamics of an ecosystem* (A. R. E. Sinclair y M. Norton-Griffiths, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- JOHNSON, S. C., Y R. H. MADDEN. 1997. Uruguaytheriine Astrapotheres of Tropical South America, Pp. 355–381 en *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- KAPPELMAN, J., T. PLUMER, L. BISHOP, A. DUNCAN, Y S. APPLETON. 1997. Bovids as indicators of Plio-Pleistocene paleoenvironments in East Africa, *Journal of Human Evolution* 32:229-256.
- KARR, J. R., Y F. C. JAMES. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities, Pp. 258-291 en *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.). Harvard University Press, Cambridge.
- KAY, R. F., Y R. H. MADDEN. 1997. Paleogeography and Paleoecology, Pp. 520-550 en *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- KAY, R. F., ET AL. 2005. Three newly discovered skulls of *Homunculus patagonicus* support its position as a stem platyrrhine and establish its diurnal arboreal folivorous habits, *American Journal of Physical Anthropology* 40S:127.
- KAY, R. F., S. F. VIZCAINO, M. S. BARGO, J. M. G. PERRY, F. J. PREVOSTI, Y J. C. FERNICOLA. 2008. Two new fossil vertebrate localities in the Santa Cruz Formation (late early Miocene, Argentina), ~ 51 degrees South latitude, *Journal of South American Earth Sciences* 25:187–195.
- KENDALL, D. G. 1981. The statistic of shape, Pp. 75-80 en *Interpreting multivariate data* (V. Barnett, ed.). Wiley & Sons, New York.
- KENDALL, D. G. 1984. Shape-manifolds, Procrustean matrices and complex projective spaces, *Bulletin of the London Mathematical Society* 16:81-121.
- KENDALL, D. G. 1986. Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment, *Statistical Science* 1:222-226.
- KENT, J. T. 1994. The complex Bingham distribution and shape analysis, *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 56:285-299.
- KLEIBER, M. 1932. Body size and metabolism, *Hilgardia* 6:315–353.
- KLINGENBERG, C. P. 2010. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics, *Molecular Ecology Resources* en prensa.

- KOEHL, M. A. R. 1996. When does morphology matter?, *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 27.
- KRAMARZ, A. G., Y M. BOND. 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia, *Ameghiniana* 42:611-625.
- KRAMARZ, A. G. 2009. Adiciones al conocimiento de *Astrapothericulus* (Mammalia, Astrapotheria): anatomía cráneo-dentaria, diversidad y distribución, *Revista Brasileira de Paleontologia* 12:55-66.
- KRAMARZ, A. G., Y M. BOND. 2009. A new oligocene astrapothere (Mammalia, Meridiungulata) from Patagonia and a new appraisal of astrapothere phylogeny, *Journal of Systematic Palaeontology* 7:117-128.
- KRAPOVICKAS, J. M., A. A. TAUBER, Y P. E. RODRIGUEZ. 2008. Nuevo registro de *Protypotherium australe* Ameghino, 1887: implicancias bioestratigráficas en la Formación Santa Cruz, *Actas XVII Congreso Geológico Argentino* T. III:1020-1021.
- KRZYSZTOF, J. C., W. PEDRYCZ, R. W. SWINIARSKI, Y L. A. KURGAN. 2007. *Data Mining: A Knowledge Discovery Approach*. Springer-Verlag New York, Inc. Secaucus, New Jersey.
- KUNZ, T. H., Y S. K. ROBSON. 1995. Postnatal growth and development in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*): birth size, growth rates, and age estimation, *Journal of Mammalogy* 76:769-783.
- KUTSCHERA, U. 2007. Palaeobiology: the origin and evolution of a scientific discipline, *TRENDS in Ecology and Evolution* 22:172-173.
- LAROSE, D. T. 2004. *Discovering Knowledge in Data: An Introduction to Data Mining*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- LAUDER, G. V. 1995. On the inference of form from structure, Pp. 1-18 en *Functional morphology in vertebrate paleontology* (J. J. Thomason, ed.). Cambridge University Press, New York.
- LEGENDRE, P., Y L. LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- LEGENDRE, S., Y C. ROTH. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia), *Historical Biology* 1:85-98.
- LELE, S. R., Y J. T. RICHTSMEIER. 2001. *An invariant approach to statistical analysis of shapes*. Chapman and Hall-CRC Press, London.
- MACFADDEN, B. J., T. E. CERLING, Y J. L. PRADO. 1996. Cenozoic Terrestrial Ecosystem Evolution in Argentina: Evidence from Carbon Isotopes of Fossil Mammal Teeth, *PALAIOS* 11:319-327.
- MACFADDEN, B. J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: Reconstructing ancient diets and terrestrial communities, *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:33-59.
- MACFADDEN, B. J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America, *Quaternary Research* 64:113-124.
- MADDEN, R. H. 1997. A new toxodontid notoungulate, Pp. 335-354 en *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- MALUMIÁN, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo Terciarios en la Patagonia extraandina, Pp. 557-612 en *Geología Argentina* (R. Caminos, ed.). Instituto de Geología y Recursos Minerales, Buenos Aires.
- MARCUS, L. F. 1990. Traditional morphometrics., Pp. 77-122 en *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop II (Special Publication)* (F. J. Rohlf y F. L. Bookstein, eds.). University of Michigan Museum of Zoology, Ann Harbor.

- MARSHALL, L. G. 1976. Fossil localities for Santacrucian (early Miocene) mammals, Santa Cruz Province, southern Patagonia, Argentina, *Journal of Paleontology* 50:1129–1142.
- MARSHALL, L. G., Y R. L. CIFELLI. 1989. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic. Land mammal age faunas, South America, *Paleovertebrata* 19::169-210.
- MARSHALL, L. G., T. SEMPERE, Y R. F. BUTLER. 1997. Chronostratigraphy of the mammal-bearing Paleocene of South America, *Journal of South American Earth Sciences* 10:49-70.
- MARTIN, P. S., Y D. W. STEADMAN. 1999. Prehistoric extinctions on islands and continents, Pp. 17–56 en *Extinctions in near time: causes, contexts and consequences* (R. D. E. MacPhee, ed.). Kluwer/Plenum, New York.
- MAUNZ, M., Y R. Z. GERMAN. 1996. Craniofacial heterochrony and sexual dimorphism in the shorttailed opossum (*Monodelphis domestica*), *Journal of Mammalogy* 77:992–1005.
- MAYNARD SMITH, J., Y R. J. G. SAVAGE. 1954. The mechanics of mammalian jaws, *Sch. Sci. Rev.* 40:289-301.
- MCKENNA, M. C. 1975. Toward a phylogenetic classification of mammals, Pp. 21–46 en *Phylogeny of the Primates* (W. P. Luckey y F. S. Szalay, eds.). Plenum, New York.
- MCKENNA, M. C., Y S. K. BELL. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press.
- MCMAHON, T. A., Y J. T. BONNER. 1983. On Size and Life., P. 255. *Scientific American Books* (W. H. Freeman, ed.), New York.
- MCNAB, B. K. 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos, *Journal of Mammalogy* 61:606-627.
- MCNAUGHTON, S. J., Y N. J. GEORGIADIS. 1986. Ecology of African grazing and browsing mammals, *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:39-65.
- MENDOZA, M., C. M. JANIS, Y P. PALMQVIST. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: A multivariate approach, *Journal of Zoology* 258:223-246.
- MENDOZA, M. 2005. Hacia una caracterización ecomorfológica compleja: una revisión de la paleoautoecología de los ungulados *Ameghiniana* 42:233-248.
- MENDOZA, M., C. M. JANIS, Y P. PALMQVIST. 2005. Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: A 'taxon-free' characterization, *Evolutionary Ecology Research* 7:505-530.
- MENDOZA, M., C. M. JANIS, Y P. PALMQVIST. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression, *Journal of Zoology* 270:90-101.
- MENDOZA, M., Y P. PALMQVIST. 2006. Characterizing adaptive morphological patterns related to diet in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla), *Acta Zoologica Sinica* 52:988-1008.
- MENDOZA, M. 2007. Decision Trees: a machine learning methodology for characterizing morphological patterns resulting from ecological adaptations, Pp. 261-276 en *Automated Recognition of Biological Objects* (N. MacLeod, ed.). Systematics Association's Special Volume Series, UK.
- MENDOZA, M., G. H. CASSINI, M. S. BARGO, Y S. F. VIZCAÍNO. 2007. Una aproximación eco-morfológica al estudio del aparato masticatorio de Litopterna (Mammalia, Meridiungulata) de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina, P. 96R in *Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina -50° Aniversario Ameghiniana*. Ameghiniana, Corrientes, Argentina.

- MENDOZA, M., Y P. PALMQVIST. 2008. Hypsodonty in ungulates: An adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat?, *Journal of Zoology* 274:134-142.
- MERINO, M. L., N. MILNE, Y S. F. VIZCAÍNO. 2005. A cranial morphometric study of deer (Mammalia, Cervidae) from Argentina using three-dimensional landmarks, *Acta Theriologica* 50:91-108.
- MICHIE, D., D. J. SPIEGELHALTER, Y C. C. TAYLOR. 1994. *Machine Learning, Neural & Statistical Classification*. Ellis Horwood, New York.
- MILNE, N., Y P. O'HIGGINS. 2002. Inter-specific variation in *Macropus* crania: form, function and phylogeny, *Journal of Zoology* 256:523-535.
- MILLIEN, V., Y H. BOVY. 2010. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent, *Journal of Mammalogy* 91:11-18.
- MONES, A. 1982. An equivocal nomenclature: What means hypsodonty?, *Paläontologische Zeitschrift* 56:107-111.
- MORRIS, P. 1972. A review of mammalian age determination methods, *Mammal Review* 2:69-104.
- MYERS, T. J. 2001. Prediction of marsupial body mass, *Australian Journal of Zoology* 49:99-118.
- NASIF, N. L., S. MUSALEM, Y E. CERDEÑO. 2000. A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae, *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:591-600.
- NELSON, T. W., Y K. A. SHUMP JR. 1978. Cranial variation in size allometry in *Agouti* paca from Ecuador, *Journal of Mammalogy* 59:387-394.
- NORIEGA, J. I., S. F. VIZCAÍNO, Y M. S. BARGO. 2009. First Record and a New Species of *Seriema* (Aves: Ralliformes: Cariamidae) from Santacrucian (Early-Middle Miocene) Beds of Patagonia, *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:620-626.
- NORIEGA, J. I., J. ARETA, S. F. VIZCAÍNO, Y M. S. BARGO. Enviado. Phylogeny and taxonomy of the patagonian miocene falcon *Thegornis musculosus* Ameghino 1894 (Aves: Falconidae) *Journal of Paleontology*.
- NOWAK, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World*. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.
- O'HIGGINS, P. 1999. Ontogeny and phylogeny: morphometric approaches to the study of skeletal growth and evolution, Pp. 373-393 en *On growth and form: spatio-temporal patterning in biology* (M. A. J. Chaplain, G. D. Singh y J. McLachlan, eds.). John Wiley, Chichester.
- O'HIGGINS, P. 2000a. Quantitative approaches to the study of craniofacial growth and evolution: advances in morphometric techniques, Pp. 163-185 en *Vertebrate ontogeny and phylogeny: implications for the study of hominid skeletal evolution* (P. O'Higgins y M. Cohn, eds.). Academic Press, London.
- O'HIGGINS, P. 2000b. Advances in approaches to the study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry, *Journal of Anatomy* 197:103-120.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 2003. Relaciones de similitud, paleoecología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata), *Coloquios de Paleontología* Extr. 1:475-498.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E., Y G. A. CLADERA. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic, *Journal of arid environments* 66:498-532.
- OWEN-SMITH, N. 1982. Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores, Pp. 359-404 en *Ecology of tropical savannas* (B. J. Huntley y B. H. Walker, eds.). Springer, Berlin Heidelberg New York.

- OWEN-SMITH, N., Y P. NOVELLIE. 1982. What should a clever ungulate eat?, *The American Naturalist* 119:151-178.
- OWEN-SMITH, N. 1988. *Megaherbivores. The influence of very large body size on Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- OWEN, R. 1853. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Toxodontia) of hoofed quadrupeds, to which that genus is referable, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 143:291-293.
- PASCUAL, R. 1966. Litopterna, Pp. 161-170 en *Paleontografía Bonaerense, Vol. 4, Vertebrata* (A. V. Borello, ed.), Buenos Aires: Provincia de Buenos Aires.
- PASCUAL, R., Y E. ORTIZ-JAUREGUIZAR. 1990. Evolving climates and mammal faunas in cenozoic South America, *Journal of Human Evolution* 19:23-60.
- PASCUAL, R., E. ORTIZ-JAUREGUIZAR, Y J. L. PRADO. 1996. Land: paradigm for cenozoic South America geobiotic evolution, *München Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 30:265-319.
- PASCUAL, R., A. A. CARLINI, M. BOND, Y F. J. GOIN. 2002. Mamíferos cenozoicos, Pp. 533-544 en *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino* (M. J. Haller, ed.). Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires.
- PATTERSON, B. 1932. The auditory region of the Toxodontia, *Field Museum of Natural History, Geological Series* 6:1-27.
- PATTERSON, B., Y R. PASCUAL. 1968. The fossil mammal fauna of South America, *The Quarterly Review of Biology*, 43:409-451.
- PATTERSON, B., Y R. PASCUAL. 1972. The fossil mammal fauna of South America, Pp. 247-309 en *Evolution, Mammals, and Southern Continents* (A. Keast, F. C. Erk y B. Glass, eds.). University of New York State Press, Albany.
- PÉREZ-BARBERÍA, F. J., Y I. J. GORDON. 1998. Factors affecting food comminution during mastication in herbivorous mammals: a review, *Biological Journal of the Linnean Society* 63:233-256.
- PÉREZ-BARBERÍA, F. J., Y I. J. GORDON. 1999. The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates, *Oecologia* 118:157-165.
- PÉREZ-BARBERÍA, F. J., Y I. J. GORDON. 2001. Relationships between oral morphology and feeding style in the ungulata: A phylogenetically controlled evaluation, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268:1023-1032.
- PÉREZ-BARBERÍA, F. J., I. J. GORDON, Y C. NORES. 2001. Evolutionary transitions among feeding styles and habitats in ungulates, *Evolutionary Ecology Research* 3:221-230.
- PÉREZ, M. E. 2010. Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia, Hystricognathi, Caviodea) del Mioceno Temprano y Medio de Patagonia, Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- PERRY, J. M. G., R. F. KAY, Y M. W. COLBERT. 2007. Tooth root size and chewing muscle leverage in *Homunculus*, a Miocene Primate from Patagonia, *Journal of Vertebrate Paleontology* 26:110A.
- PERRY, J. M. G., R. F. KAY, S. F. VIZCAÍNO, Y M. S. BARGO. en prensa. Tooth Root Size, Chewing Muscle Leverage, and the Biology of *Homunculus patagonicus* (Primates) from the late early Miocene of Patagonia, *Ameghiniana*.
- PETERS, R. H. 1983. *The ecological implications of Body Size*. Cambridge University Press,, Cambridge.
- PLOTNICK, R. E., Y T. K. BAUMILLER. 2000. Invention by evolution: functional analysis in paleobiology, *Journal of Paleontology* 26:303-323.

- POLLY, P. D. 2003. Paleophylogeography: the tempo of geographic differentiation in marmots (*Marmota*), *Journal of Mammalogy* 84:369–384.
- PRASAD, A. B., M. W. ALLARD, NISC COMPARATIVE SEQUENCING PROGRAM, Y E. D. GREEN. 2008. Confirming the Phylogeny of Mammals by use of large comparative sequence Data Sets, *Molecular Biology and Evolution* 25:1795–1808.
- PRESTRUD, P., Y K. NILSSEN. 1995. Growth, size, and sexual dimorphism in arctic foxes, *Journal of Mammalogy* 76:522–530.
- PREVOSTI, F. J. 2006. Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleoecología, 501 pp., Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- QUADER, S., K. ISVARAN, R. E. HALE, B. G. MINER, Y N. E. SEAVY. 2004. Nonlinear relationships and phylogenetically independent contrasts, *Journal of Evolutionary Biology* 17:709–715.
- QUINLAN, J. R. 1985. Introduction to decision trees, *Machine Learning* 1:81–106.
- RADINSKY, L. B. 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution, *Evolution* 38:1–15.
- RADINSKY, L. B. 1987. *The evolution of vertebrate design*. University of Chicago Press, Chicago.
- REDDY, D. P., J. KIM, Y R. RAAUM. 2007. Resample.exe. <http://pages.nycep.org/nmg/programs.html>.
- REED, K. E. 1998. Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages, *Paleobiology* 24:384–408.
- REGUERO, M. A., M. UBILLA, Y P. DANIEL. 2003. A New Species of *Eopachyrucos* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay, *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:445–457.
- REGUERO, M. A., M. T. DOZO, Y E. CERDEÑO. 2007. A poorly known rodentlike mammal (*Pachyrhinae*, *Hegetotheriidae*, *Notoungulata*) from the Desadan (Late Oligocene) of Argentina. Paleocology, biogeography, and radiation of the rodentlike ungulates in South America, *Journal of Paleontology* 81:1301–1307.
- REGUERO, M. A., A. M. CANDELA, Y G. H. CASSINI. 2010. Hypsodonty and body size in rodent-like notoungulates. *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich y R. F. Kay, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- REGUERO, M. A., Y F. J. PREVOSTI. 2010. Rodent-like notoungulates (Tupotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: phylogeny and systematics, Pp. 148–165 en *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich y R. F. Kay, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- RENSBERGER, J. M., Y H. U. PFRETZSCHNER. 1992. Enamel structure in astrapotheres and its functional implications, *Scanning Microscopy* 6:495–510.
- REYMENT, R. A. 1991. *Multidimensional Paleobiology*. Pergamon Press, New York.
- RICHTSMEIER, J. T., V. B. DELEON, Y S. R. LELE. 2002. The Promise of Geometric Morphometrics, *Yearbook of Physical Anthropology* 45:63–91.
- RIGGS, E. S. 1935. A skeleton of *Astrapotherium*, Pp. 167–177 in *Geological series of Field Museum of Natural History*.
- ROGAN, J., J. FRANKLIN, D. STOW, J. MILLER, C. WOODCOCK, Y D. ROBERTS. 2008. Mapping land-cover modifications over large areas: A comparison of machine learning algorithms, *Remote Sensing of Environment* 112:2272–2283.

- ROHLF, F. J. 1990a. Rotational fit (Procrustes) methods, Pp. 227-236 en *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop* (F. J. Rohlf y F. L. Bookstein, eds.). University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication N° 2, Michigan
- ROHLF, F. J. 1990b. Morphometrics, *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:299-316.
- ROHLF, F. J., Y L. F. MARCUS. 1993. A revolution in morphometrics, *Trends in ecology and evolution* 8:129-132.
- SANFORD, G. M., W. I. LUTTERSCHMIDT, Y V. H. HUTCHISON. 2002. The comparative method revisited, *BioScience* 52:830-836.
- SAVAGE, V. M., ET AL. 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology, *Functional Ecology* 18:257-282.
- SAVAZZI, E. 1999. Introduction to functional morphology, Pp. 3-14 en *Functional morphology of the invertebrate skeleton* (E. Savazzi, ed.). Wiley, Chichester, England.
- SCARANO, A. C. 2009. El proceso de desarrollo de la hipsodoncia durante la transición Eoceno-Oligoceno: El caso de los Ungulados autóctonos del Orden Notoungulata (Mammalia), Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- SCARANO, A. C., A. A. CARLINI, Y A. W. ILLIUS. en prensa. Interatheriidae (Tpyotheria; Notoungulata), body size and paleoecology characterization, *Mammalian Biology* doi:10.1016/j.mambio.2010.08.001.
- SCOTT, K. M. 1983. Prediction of body weight of fossil Artiodactyla, *Zoological Journal of the Linnean Society* 27:199-215.
- SCOTT, K. M. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass, Pp. 301-335 en *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- SCOTT, W. B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Litopterna, Pp. 1-156, 120 plates. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* Vol. VII. Paleontology (W. B. Scott, ed.). Princeton University, Princeton, N. J.
- SCOTT, W. B. 1912. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part II. Toxodonta. Part III. Entelonychia, Pp. 111-300, 119 Plates. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* Vol. VI. Paleontology (W. B. Scott, ed.). Princeton University, Princeton, N. J.
- SCOTT, W. B. 1913. *A history of land mammals in the western hemisphere*. The MacMillan Company, New York.
- SCOTT, W. B. 1928. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part IV. Astrapotheria, Pp. 1-59, 57 Plates. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* Vol. VI. Paleontology (W. B. Scott, ed.). Princeton University, Princeton, N. J.
- SCOTT, W. B. 1937. *A history of land mammals in the Western Hemisphere*, second ed. Macmillan, New York.
- SCHALLER, O. 2007. *Illustrated Veterenary Anatomical Nomenclature*, 2 ed. Enke Verlag, Stuttgart, Germany.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- SHOCKEY, B. J., D. A. CROFT, Y F. ANAYA. 2007. Analysis of function in the absence of extant functional homologues: A case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia), *Paleobiology* 33:227-247.
- SILVA, M. 1998. Allometric scaling of body length: elastic or geometric similarity in mammalian design, *Journal of Mammalogy* 79:20-32.
- SIMPSON, G. G. 1935. Early and middle Tertiary geology of the Gaiman region., *American Museum Novitates* 775:1-29.

- SIMPSON, G. G. 1936. Structure of a primitive Notoungulate cranium, *American Museum Novitates* 824:1-31.
- SIMPSON, G. G. 1950. History of the fauna of Latin america, *Scientific American* 38:361-389.
- SIMPSON, G. G., A. ROE, Y R. C. LEWONTIN. 1960. *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace and World, Inc, New York.
- SIMPSON, G. G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part II, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 137:1-260.
- SIMPSON, G. G. 1980. *Splendid Isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- SIMPSON, G. G. 1984. *Discoverers of the Lost World; An account of some of those who brought back to life South American Mammals long buried in the abyss of time*. Yale University Press, New Haven.
- SINCLAIR, W. J. 1909. Mammalia of the Santa Cruz beds Pp. 111, 111 plates in *Typotheria of the Santa Cruz Beds*. (E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung y E. Nägele, eds.). Princeton University, Stuttgart.
- SLICE, D. E. 2001. Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space, *Systematic Biology* 50:141-149.
- SMITH, J. B., Y P. DODSON. 2003. A Proposal for a Standard Terminology of Anatomical Notation and Orientation in Fossil Vertebrate Dentitions, *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:1-12.
- SOLOUNIAS, N., Y B. DAWSON-SAUNDERS. 1988. Dietary adaptations and palaeoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 65:149-172.
- SOLOUNIAS, N., M. TEAFORD, Y A. WALKER. 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non- browsing giraffid, *Paleobiology* 14:287-300.
- SOLOUNIAS, N., Y S. M. C. MOELLEKEN. 1993. Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape, *Journal of Mammalogy* 74:1059-1071.
- SOLOUNIAS, N., M. FORTELIUS, Y P. FREEMAN. 1994. Molar wear rates in ruminants: a new approach, *Annals Zoology Fennica* 31:219-227.
- SOLOUNIAS, N., S. M. C. MOELLEKEN, Y J. M. PLAVCAN. 1995. Predicting the diet of extinct bovids using masseteric morphology, *Journal of Vertebrate Paleontology* 15:795-805.
- SORIA, M. F. 1981. Los Litopterna del Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina, *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología* 3:1-54.
- SORIA, M. F., Y J. E. POWELL. 1981. Un primitivo Astrapotheria (Mammalia) y la Edad de la Formación Río Loro, provincia de Tucumán, República Argentina, *Ameghiniana* 18:155-168.
- SORIA, M. F. 2001. Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia, *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1:1-167.
- SPENCER, L. M. 1995. Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae, *Journal of Mammalogy* 76:448-471.
- SPENCER, L. M. 1997. Dietary adaptations of Plio-Pleistocene Bovidae: implications for hominid habitat use, *Journal of Human Evolution* 32:201-228.
- STERN, A. A., Y T. H. KUNZ. 1998. Intraspecific variation in postnatal growth in the greater spear-nosed bat, *Journal of Mammalogy* 79:755-763.
- STONE, J., Y M. TELFORD. 2005. Fractal dimensions characterizing mammal teeth: a case study involving Elephantidae, *Mammal Review* 35:123-128.

- STRÖMBERG, C. A. E. 2006. Evolution of hypsodonty in equids: Testing a hypothesis of adaptation, *Paleobiology* 32:236-258.
- TAUBER, A. A. 1991. *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891 (Primates, Ceboidea). Mioceno temprano, de la costa atlántica austral, Provincia de Santa Cruz, República Argentina, *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Miscelánea* 82:1-32.
- TAUBER, A. A. 1994. Estratigrafía y vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en la costa atlántica entre las rías del Coyle y Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz, República Argentina., 422 pp., Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, República Argentina.
- TAUBER, A. A. 1996. Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheridae) del Mioceno Temprano del sudoeste de la Provincia de Santa Cruz, República Argentina, Pp. 3-29 in *Academia Nacional de Ciencias. Miscelanea Córdoba*.
- TAUBER, A. A. 1997a. Biostratigraphy of the Santa Cruz Formation (Lower Miocene) in southeastern Patagonia, *Ameghiniana* 34:413-426.
- TAUBER, A. A. 1997b. Palaeoecology of the Santa Cruz Formation (Lower Miocene) in the southeast border of Patagonia, *Ameghiniana* 34:517-529.
- TAUBER, A. A. 1999. Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior-medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico, *Revista Española de Paleontología* 14:173–182.
- TAUBER, A. A., R. F. KAY, Y C. LUNA. 2004. Killik Aike Norte, una localidad clásica de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina, *Ameghiniana* 41:63R–64R.
- TONNI, E. P., J. L. PRADO, A. N. MENEGAZ, Y M. C. SALEMME. 1985. La Unidad mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la estratigrafía mamaliana al Cuaternario de la región Pampeana, *Ameghiniana* 22:255–261.
- TONNI, E. P. 1990. Mamíferos del Holoceno en la provincia de Buenos Aires, *Paulacoutiana* 4:3-21.
- TOWNSEND, K. E. B., Y D. A. CROFT. 2005. Low-magnification microwear analyses of South American endemic herbivores, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:123A.
- TOWNSEND, K. E. B., Y D. A. CROFT. 2008. Diets of notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: New evidence from enamel microwear, *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:217-230.
- TURNBULL, W. D. 1970. Mammalian masticatory apparatus, *Fieldiana Geology* 18:1-356.
- VALVERDE, J. A. 1964. Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. I. Structure d'une communauté. II. Rapports entre prédateurs et proies, *La Terre et la Vie* 111:121–154.
- VAN COUVERING, J. A. H. 1980. Community evolution in Africa during the Cenozoic, Pp. 272-298 en *Fossils in the Making* (A. K. Berensmeyer y A. Hill, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- VAN DER KLAUW, C. J. 1948. Ecological studies and reviews. IV. Ecological Morphology, *Bibliographia Biotheoretica* 4:23–111.
- VAN VALEN, L. 1960. A functional index of hypsodonty, *Evolution* 14:531-532.
- VAN VALKENBURGH, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores, Pp. 181-205 en *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- VERZI, D. H., Y A. I. OLIVARES. 2006. Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomyidae): Adaptations and constraints related to a specialized mandibular position in digging, *Journal of Zoology* 270:488-501.

- VILLAFañE, A. L. 2005. Paleoeología de los Protheriidae (Mammalia: Litopterna): un estudio basado en los cambios en la masa corporal, 145 pp., Tesis Licenciatura, Universidad Nacional de La Patagonia San Juan Bosco, Trelew.
- VILLAFañE, A. L., E. ORTIZ-JAUREGUIZAR, Y M. BOND. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico, *Estudios Geológicos* 62:155-166.
- VIZCAÍNO, S. F. 1994. Mecánica masticatoria de *Stegotherium tessellatum* Ameghino (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano de Santa Cruz (Argentina). Algunos aspectos paleoecológicos relacionados, *Ameghiniana* 31:283-290.
- VIZCAÍNO, S. F., Y R. A. FARIÑA. 1994. Caracterización trófica de los armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) de Edad Santacrucense (Mioceno temprano) de Patagonia (Argentina), *Acta Geologica Leopoldensia* 39:191-200.
- VIZCAÍNO, S. F., Y R. A. FARIÑA. 1997. Diet and locomotion of the armadillo *Peltephilus*: a new view, *Lethaia* 30:79-86.
- VIZCAÍNO, S. F., Y M. S. BARGO. 1998. The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera: paleobiology and evolution, *Paleobiology* 24:371-383.
- VIZCAÍNO, S. F., G. DE IULIIS, Y M. S. BARGO. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae). When anatomy constrains destiny, *Journal of Mammalian Evolution* 5:291-322.
- VIZCAÍNO, S. F. 2000. Vegetation partitioning among Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) armored herbivores in the pampean region, *Current Research in the Pleistocene* 17:135-137.
- VIZCAÍNO, S. F., Y G. DE IULIIS. 2003. Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos, *Paleobiology* 29:123-138.
- VIZCAÍNO, S. F., R. A. FARIÑA, M. A. ZÁRATE, M. S. BARGO, Y P. SCHULTZ. 2004. Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213:101-113.
- VIZCAÍNO, S. F., M. S. BARGO, R. F. KAY, Y N. MILNE. 2006a. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early-middle Miocene): An approach to their paleobiology, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237:255-269.
- VIZCAÍNO, S. F., M. S. BARGO, Y G. H. CASSINI. 2006b. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans, *Ameghiniana* 43:11-26.
- VIZCAÍNO, S. F., M. S. BARGO, Y R. A. FARIÑA. 2008. Form, function and paleobiology in xenarthrans, Pp. 86-99 en *The Biology of the Xenarthra* (S. F. Vizcaíno y W. L. Loughry, eds.). University Press of Florida, Boca Raton, Florida, USA.
- VIZCAÍNO, S. F., ET AL. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292:507-519.
- VIZCAÍNO, S. F., E. R. BLANCO, B. J. BENDER, Y N. MILNE. en prensa-a. Proportions and function of the limbs of glyptodonts, *Lethaia* DOI. 10.1111/j.1502-3931.2010.00228.x.
- VIZCAÍNO, S. F., G. H. CASSINI, J. C. FERNICOLA, Y M. S. BARGO. en prensa-b. Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra), *Ameghiniana*.

- VRBA, E. S. 1978. *The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns*. University of Chicago Press, Chicago.
- VUCETICH, M. G. 1986. Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico., Pp. 157-165 en *Simpósio "Evolución de los Vertebrados Cenozoicos", IV congreso argentino de paleontología y bioestratigrafía*. Actas 2, Mendoza, 23-27 Noviembre, 1986.
- WAINWRIGHT, P. C. 1991. Ecomorphology: Experimental functional anatomy for ecological problems, *American Zoologist* 31:680-693.
- WARTON, D. I., Y N. C. WEBER. 2002. Common slope tests for bivariate structural relationships, *Biometrical Journal* 44:161–174.
- WARTON, D. I., I. J. WRIGHT, D. S. FALSTER, Y M. WESTOBY. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry, *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81:259-291.
- WEBB, S. D. 1978. A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange, *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:393-426.
- WEIBEL, E. R. 1973. Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. V. Comparative morphometry of alveolar lungs, *Respiratory Physiology* 14:26-43.
- WEST, G. B., J. H. BROWN, Y B. J. ENQUIST. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology, *Science* 276:122-126.
- WEST, G. B., J. H. BROWN, Y B. J. ENQUIST. 1999a. A general model for the structure of plant vascular Systems, *Nature* 400:664-667.
- WEST, G. B., J. H. BROWN, Y B. J. ENQUIST. 1999b. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms, *Science* 284:167-169.
- WHITE, C. R., Y R. S. SEYMOUR. 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism, *The Journal of Experimental Biology* 208:1611-1619.
- WHITE, T. E. 1949. The endocrine glands and evolution, *Journal of the Washington Academy of Sciences* 39:329-335.
- WILLIAMS, S. H., Y R. F. KAY. 2001. A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents, *Journal of Mammalian Evolution* 8:207-229.
- WITMER, L. M. 1995. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils, Pp. 19-33 en *Functional morphology in vertebrate paleontology* (J. J. Thomason, ed.). Cambridge, Cambridge University Press.
- WITMER, L. M., S. D. SAMPSON, Y N. SOLOUNIAS. 1999. The proboscis of tapirs (Mammalia: Perissodactyla): A case study in novel nasal anatomy, *Journal of Zoology* 249:249-267.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4 ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- ZELDITCH, M. L., D. L. SWIDERSKI, H. D. SHEETS, Y W. L. FINK. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists. A primer*. Elsevier Academic Press, New York and London.
- ZIMIC, N. A. 2004. Paleontología y extinción de los marsupiales con dentición plagiaulacoide de América del Sur: un estudio basado en los cambios en el tamaño corporal, 187 pp., Tesis Licenciatura, Universidad Nacional de La Patagonia San Juan Bosco, Trelew.

APÉNDICES

APÉNDICE I – MAMÍFEROS ACTUALES: MUESTRA DE REFERENCIA.

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
Hyacoidea							
Procaviidae							
<i>Dendrohyrax arboreus</i>	6	AMNH: 187789, 187794, 82439, 82440, YPM: 3047, 3048	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990)	2,4	Kingdon (1997)
<i>Dendrohyrax dorsalis</i>	4	AMNH: 53803, 134975, 53814, 53818	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990)	4,5	Janis (1990)
<i>Dendrohyrax validus</i>	4	AMNH: 55404, 55408, 118552, YPM: 3728	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990)	2,95	Smith et al. (2003)
<i>Heterohyrax brucei</i>	4	AMNH: 114295, 187797, 82101, 205153	Cerrado	Intermedio	Janis (1990)	2,27 / 1,46	Silva y Downing (1995)
<i>Procavia capensis</i>	7	AMNH: 82297, ANMH: 169132, 53779, 169113, 55421, YPM: 7483, 11486	Abierto	Pastador	Janis (1990)	2,8 / 2,28	Silva y Downing (1995)
Artiodactyla							
Antilocapridae							
<i>Antilocapra americana</i>	4	AMNH: 11107, 130197, 11129, 75243	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	55 / 45	Janis (1990)
Bovidae							
Aepycerotinae							
<i>Aepyceros melampus</i>	6	AMNH: 179213, 80496, 161174, MACN: 49.261, YPM: 11525, 9597	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	58,2/45	Silva y Downing (1995)
Alcelaphinae							
<i>Alcelaphus caama</i>	3	AMNH: 83513, 233039, 233043	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	180,5 / 170,5	Silva y Downing (1995)
<i>Alcelaphus lichtensteinii</i>	3	AMNH: 161004, 161006, 161015					
<i>Beotragus hunteri</i>	2	AMNH: 88406, 88407	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	159 (I)	Silva y Downing (1995)
<i>Connochaetes gnou</i>	3	AMNH: 81719, 81721, MACN: 51.105	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	180	Silva y Downing (1995)
<i>Connochaetes taurinus</i>	5	AMNH: 81789, 81794, 81850, 81796, MLP: 956	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	239 / 193	Janis (1990)
<i>Damaliscus lunatus</i>	4	AMNH: 83524, 83526, YPM: 9482, 9586	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	155 / 145	Silva y Downing (1995)
<i>Damaliscus pygargus</i>	1	YPM: 7392	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	79,5	De Esteban-Trivigno et al. (2008)
Antilopinae							
<i>Ammodorcas clarkei</i>	1	AMNH: 185190	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	28 (I)	Price y Gittlemann (2007)
<i>Antidorcas marsupialis</i>	2	AMNH: 83559, 81739	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	40,9 / 37,3	Silva y Downing (1995)
<i>Antilope cervicapra</i>	3	AMNH: 14140, 15832, MACN: 51.106	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	40,9 / 35,3	Silva y Downing (1995)

<i>Taxón</i>	<i>n</i>	<i>Especímenes</i>	<i>Hábitat</i>	<i>Dieta</i>	<i>Fuente</i>	<i>Masa M/F</i>	<i>Fuente</i>
<i>Eudorcas thomsonii</i>	2	AMNH: 161170, 55456	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	24 / 17,6	Silva y Downing (1995)
<i>Gazella bennettii</i>	1	AMNH: 55000				18,9	Price y Gittlemann (2007)
<i>Gazella dorcas</i>	2	AMNH: 82288, 13543	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	23 / 18	Janis (1990)
<i>Gazella spekei</i>	2	AMNH: 13544, 13545	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	20	Price y Gittlemann (2007)
<i>Gazella subgutturosa</i>	2	AMNH: 57280, 97792	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	23	Silva y Downing (1995)
<i>Litocranius walleri</i>	2	AMNH: 81173, 81170	Mixto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	38,5	Price y Gittlemann (2007)
<i>Madoqua guentheri</i>	1	AMNH: 81208	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	3,7 (M)	De Esteban-Trivigno et al. (2008)
<i>Madoqua kirkii</i>	1	AMNH: 114290	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	4,77 (M)	Price y Gittlemann (2007)
<i>Nanger granti</i>	2	AMNH: 82052, 85151				60	Silva y Downing (1995)
<i>Nanger soemmerringii</i>	2	AMNH: 81168, 82284				41	Price y Gittlemann (2007)
<i>Raphicerus campestris</i>	1	AMNH: 80543	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	10,9 (M)	Silva y Downing (1995)
<i>Saiga tatarica</i>	2	AMNH: 119649, 85306	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	40,6 / 28,1	Fadeev y Sludskii (1982)
Bovinae							
<i>Bison bison</i>	3	AMNH: 98954, 98229, 98953	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	949 / 450	Silva y Downing (1995) / Janis (1990)
<i>Bison bonasus</i>	1	AMNH: 35490	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	865 (M)	Janis (1990)
<i>Bos frontalis</i>	3	AMNH: 54469, 112979, 113747	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	1000 / 800	Janis (1990) / Silva y Downing (1995)
<i>Bos grunniens</i>	3	AMNH: 90188, 35258, 22909	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	800 / 350	Leslie y Schaller (2009)
<i>Bos javanicus</i>	3	AMNH: 113758, 119696, 54583	Cerrado	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	750 / 450	Janis (1990)
<i>Bos sauveli</i>	1	AMNH: 54582	Cerrado	Pastador			
<i>Bos taurus</i>	1	MACN: 25.127	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)		

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	1	MACN: 7.5	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	270 (M)	Silva y Downing (1995)
<i>Bubalus depressicornis</i>	1	MACN: 30.195	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	150,5	Janis (1990)
<i>Syncerus caffer</i>	3	AMNH: 28159, 81849, YPM: 9217	Mixto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	637 / 431	Silva y Downing (1995)
<i>Taurotragus oryx</i>	2	YPM: 9484, 11549	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	411	Silva y Downing (1995)
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	1	YPM: 8966	Mixto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	196	Mendoza et al. (2006)
Caprinae							
<i>Ammotragus lervia</i>	4	AMNH: 35056, 238492, 14518, 18692	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	113 / 59	Janis (1990)
<i>Budorcas taxicolor</i>	5	AMNH: 32255, 57014, 57013, 110476, 110477	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	250	Janis (1990)
<i>Capra falconeri</i>	2	AMNH: 54610, 54611	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	94,3	Silva y Downing (1995)
<i>Capra hircus</i>	1	AMNH: 42700				46,9 (F)	Price y Gittlemann (2007)
<i>Capra nubiana</i>	2	AMNH: 82267, 82264	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	47,6	Price y Gittlemann (2007)
<i>Capra pyrenaica</i>	2	AMNH: 163842, 163841				60,2	Price y Gittlemann (2007)
<i>Capra sibirica</i>	2	AMNH: 55953, 117575	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	130	Price y Gittlemann (2007)
<i>Capra walie</i>	2	AMNH: 188342, 54374				99,4	Price y Gittlemann (2007)
<i>Capricornis crispus</i>	1	AMNH: 165685				42,6	Price y Gittlemann (2007)
<i>Capricornis milneedwardsii</i>	3	AMNH: 45348, 84464, 84477	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	102	Janis (1990)
<i>Capricornis swinhoei</i>	1	AMNH: 184945	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	30	Wang y Chen (1981)
<i>Capricornis thar</i>	1	AMNH: 54614					
<i>Hemitragus hylocrius</i>	4	AMNH: 54755, 54757, 54838, 54857	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	90	Robinson (2005)
<i>Hemitragus jemlahicus</i>	4	AMNH: 212540, 90085, 55820, 80187	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	91	Janis (1990)
<i>Naemorhedus caudatus</i>	3	AMNH: 57295, 45330, 57292				27	Price y Gittlemann (2007)
<i>Naemorhedus goral</i>	1	AMNH: 32254	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	28,7	Price y Gittlemann (2007)

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Naemorhedus griseus</i>	4	AMNH: 43008, 43030, 110489, 110485	Abierto	Intermedio			
<i>Oreamnos americanus</i>	3	AMNH: 125405, 70573, 127760	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	90,9 (M)	Silva y Downing (1995)
<i>Ovibos moschatus</i>	4	AMNH: 29042, 19487, 29946, 28027	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	400 / 364	Janis (1990)
<i>Ovis ammon</i>	4	AMNH: 45491, 54876, 54875, 54867	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	114/113	Silva y Downing (1995)
<i>Ovis aries</i>	2	AMNH: 53598, MLP: sn	Abierto	Intermedio	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> (2008)	33,8	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> (2008)
<i>Ovis canadensis</i>	3	AMNH: 139687, 17952, 31297	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	100 / 60	Silva y Downing (1995)
<i>Ovis dalli</i>	2	AMNH: 123040, 17610	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	84 / 59	Janis (1990)
<i>Ovis nivicola</i>	2	AMNH: 22690, 18212	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	93 (M)	Silva y Downing (1995)
<i>Pseudois nayaur</i>	4	AMNH: 117565, 117567, 60351, 117402	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	51,8	Price y Gittlemann (2007)
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	2	AMNH: 100325, 146626				30	Price y Gittlemann (2007)
<i>Rupicapra rupicapra</i>	3	AMNH: 90236, 90296, 24193	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	32,8	Price y Gittlemann (2007)
Cephalophinae							
<i>Cephalophus callipygus</i>	2	AMNH: 81660, 170418	Cerrado	Frugívoros	Mendoza y Palmqvist (2006)	18,8	Price y Gittlemann (2007)
<i>Cephalophus dorsalis</i>	2	AMNH: 52900, 52881	Cerrado	Frugívoros	Mendoza y Palmqvist (2006)	17,9	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> (2008)
<i>Cephalophus leucogaster</i>	2	AMNH: 52793, 52802				13,7 / 12,7	Silva y Downing (1995)
<i>Cephalophus natalensis</i>	1	AMNH: 83387				12	Price y Gittlemann (2007)
<i>Cephalophus niger</i>	2	AMNH: 89412, 89410	Cerrado	Frugívoros	Mendoza y Palmqvist (2006)	18,1 (F)	Silva y Downing (1995)
<i>Cephalophus nigrifrons</i>	1	AMNH: 52931				13,9 (F)	Silva y Downing (1995)
<i>Philatomba maxwellii</i>	2	AMNH: 89432, 89431				8,44	Price y Gittlemann (2007)
<i>Philatomba monticola</i>	2	AMNH: 52771, 52737	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	4,86	Price y Gittlemann (2007)
Hippotraginae							
<i>Addax nasomaculatus</i>	1	AMNH: 113814	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	111 (I)	Mendoza <i>et al.</i> (2006)

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Hippotragus equinus</i>	6	AMNH: 80469, 82115, 81258, YPM: 11530, 11532, 9581	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	280 / 260	Janis (1990)
<i>Hippotragus niger</i>	2	AMNH: 80461, 80459	Mixto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	235 / 218	Janis (1990)
<i>Oryx beisa</i>	1	AMNH: 87211	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	175	TUUP
<i>Oryx dammah</i>	1	AMNH: 35359	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	200 (M)	Silva y Downing (1995)
<i>Oryx gazella</i>	3	AMNH: 233035, 83485, 83489	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	236 / 213	Silva y Downing (1995)
Reduncinae							
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	3	AMNH: 53459, 53455, YPM: 9193	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	227 / 182	Janis (1990)
<i>Kobus kob</i>	4	AMNH: 53356, 53376, 82137, 82136	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	70 / 45,5	Janis (1990)
<i>Kobus leche</i>	2	AMNH: 161161, 161159	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	103 / 78,7	Silva y Downing (1995)
<i>Kobus vardonii</i>	2	AMNH: 161010, 161008	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	73,8 / 61,2	Silva y Downing (1995)
<i>Pelea capreolus</i>	2	AMNH: 80919, 80920	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	22,5	Price y Gittlemann (2007)
<i>Redunca arundinum</i>	3	AMNH: 184665, 80509, YPM: 11545	Mixto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	51,8 / 49	Silva y Downing (1995)
<i>Redunca fulvorufula</i>	2	AMNH: 81080, 54257	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	30,2 / 28,6	Silva y Downing (1995)
<i>Redunca redunca</i>	2	AMNH: 81077, 81010				40	Silva y Downing (1995)
Cervidae							
Capreolinae							
<i>Alces americanus</i>	3	AMNH: 173563, 14097, YPM: 7307	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	370 / 348	Silva y Downing (1995)
<i>Blastocerus dichotomus</i>	5	MACN: 51.72, MLP: 12.XI.01.1, 1723, 22.II.99.1, 9.XI.01.5	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	130 / 100	Duarte (1996)
<i>Hippocamelus antisensis</i>	1	MACN: 53.62	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	68,6	Silva y Downing (1995)
<i>Hippocamelus bisulcus</i>	10	AMNH: 217149, 35918, MACN: 2.18, 2.16, 44.28, MLP: 1346, 1350, 1353, 1364, 397	Cerrado	Ramoneador	Merino et al. (2005)	85	Parera (2002)

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Mazama americana</i>	8	MACN: 48.289, 49.313, 49.356, 49.394, 47.21, 51.129, 49.38, 51.139	Cerrado	Ramoneador	Merino et al. (2005)	30	Merino et al. (2005)
<i>Mazama gouazoubira</i>	8	MACN: 32.137, 36.652, 53.65, 39.431, 14.32, 36.181, 47.205, MLM: ZOO2	Cerrado	Frugívoros	Merino et al. (2005)	16,4	Price y Gittlemann (2007)
<i>Mazama nana</i>	1	MACN: 50.32	Cerrado	Frugívoros	Merino et al. (2005)	10	Parera (2002)
<i>Odocoileus hemionus</i>	4	YPM: 9420, 13486, 7305, 7304	Mixto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	80,9 (M)	Silva y Downing (1995)
<i>Odocoileus virginianus</i>	8	AMNH: 100289, 217093, MLP: 18.XII.02.2, YPM: 9826, 7298, 9817, 9829, 12228	Mixto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	86,2 / 68,2	Silva y Downing (1995)
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	13	MACN: 49.24, 49.183, MLM: 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	40 / 35	Janis (1990)
<i>Pudu mephistophiles</i>	3	AMNH: 181506, 181505, 181504	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	9,6	Price y Gittlemann (2007)
<i>Pudu puda</i>	2	AMNH: 93321, MACN: 22.368	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	9,54	Price y Gittlemann (2007)
<i>Rangifer tarandus</i>	6	AMNH: 17972, YPM: 7331, 9098, 7329, 9756, 13485	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	107	De Esteban-Trivigno et al. (2008)
Cervini							
<i>Axis axis</i>	3	MACN: 47.216, 44.2, MLP: 31.XII.02.87	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	73,6 / 49,7	Silva y Downing (1995)
<i>Axis porcinus</i>	2	AMNH: 113759, 54975	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	50 / 35	Janis (1990)
<i>Cervus elaphus</i>	5	AMNH: 100203, 146615, MACN: 4.338, MLM: 280, YPM: 6688	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	193 / 128	Silva y Downing (1995)
<i>Cervus nippon</i>	2	AMNH: 135044, 14876	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	64 / 41	Janis (1990)
<i>Dama dama</i>	1	MLP: 1.VII.98.5	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	43,4 (F)	Silva y Downing (1995)
<i>Elaphurus davidianus</i>	2	AMNH: 165672, 174292	Mixto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	190	Janis (1990)
<i>Rucervus eldii</i>	2	AMNH: 87609, 87611				122,5	Price y Gittlemann (2007)
<i>Rusa marianna</i>	2	AMNH: 242247, 187214				49,1	Price y Gittlemann (2007)
<i>Rusa timorensis</i>	2	AMNH: 80942, 80944	Cerrado	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	73 / 53	Silva y Downing (1995)
<i>Rusa unicolor</i>	2	AMNH: 152863, 152862				176 / 146	Silva y Downing (1995)

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
Muntiacini							
<i>Elaphodus cephalophus</i>	2	AMNH: 110496, 110497	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	35	De Esteban-Trivigno et al. (2008)
<i>Muntiacus muntjak</i>	3	AMNH: 60767, 102132, MACN: 18.18	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	22 / 15	Silva y Downing (1995)
<i>Muntiacus reevesi</i>	2	AMNH: 45570, 45569	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	14,8 / 12,8	Silva y Downing (1995)
Giraffidae							
<i>Giraffa camelopardalis</i>	4	AMNH: 24290, 27752, 81820, 70016	Abierto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	1190 / 828	Silva y Downing (1995)
<i>Okapia johnstoni</i>	4	AMNH: 51215, 51213, 113802, 51219	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	250	Janis (1990)
Hippopotamidae							
<i>Hexaprotodon liberiensis</i>	4	AMNH: 89626, 81899, 148452, 146849	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	235	Silva y Downing (1995)
<i>Hippopotamus amphibius</i>	5	AMNH: 24282, 80813, 120443, 53774, 53772	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	1490 / 1320	Silva y Downing (1995)
Moschidae							
<i>Moschus chrysogaster</i>	2	AMNH: 110500, 89032	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	11	Silva y Downing (1995)
<i>Moschus moschiferus</i>	1	AMNH: 69500	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	11	Silva y Downing (1995)
Suiformes							
Suidae							
<i>Babyrusa babyrussa</i>	1	AMNH: 162	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	54,2	Silva y Downing (1995)
<i>Babyrusa celebensis</i>	4	AMNH: 152858, 152851, 152850, 152859	Cerrado	Omnivoro			
<i>Babyrusa togeanensis</i>	3	AMNH: 153411, 153408, 153406	Cerrado	Omnivoro			
<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	4	AMNH: 53661, 31285, 53684, 53678	Cerrado	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	215	Janis (1990)
<i>Phacochoerus africanus</i>	6	AMNH: 27761, 245412, 81257, 82078, MACN: 48.191, 43.3	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	92,3 / 68,8	Silva y Downing (1995)
<i>Potamochoerus larvatus</i>	1	AMNH: 100674	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	78	Janis (1990)
<i>Potamochoerus porcus</i>	3	AMNH: 70170, 89455, 89614	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	78	Janis (1990)
<i>Sus ahoenobarbus</i>	1	AMNH: 242243					
<i>Sus barbatus</i>	3	AMNH: 102185, 107184, 103983				135	Price y Gittlemann (2007)
<i>Sus celebensis</i>	3	AMNH: 152876, 30594, 152877				55	Oliver et al. (1993)
<i>Sus philipinensis</i>	1	AMNH: 187205					

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Sus Scrofa</i>	5	MACN: 25.187, 24.166, 15.755, 50.514, 25.14	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	86	Silva y Downing (1995)
Tayassuidae							
<i>Catagonus wagneri</i>	6	AMNH: 237509, 237508, 248471, 238005, MACN: 36.695, 36.719	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	37	Silva y Downing (1995)
<i>Pecari tajacu</i>	15	MACN: 50.546, 36.697, 30.397, 36.71, 49.319, 50.131, 30.13, 51.19, 45.2, MLP: 18.XII.02.11, 18.XII.02.15, 18.XII.02.4, 18.XII.02.5, 30.XII.02.71, 4.IV.00.3	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	24	Silva y Downing (1995)
<i>Tayassu pecari</i>	8	MACN: 49.341, 48.35, 49.342, 35.32, 3.55, 25.57, 32.97, MLP: 420	Cerrado	Omnivoro	Mendoza y Palmqvist (2008)	36	Parera (2002)
Tragulidae							
<i>Hyemoschus aquaticus</i>	2	AMNH: 89414, 146844	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	10,8 (F)	Price y Gittlemann (2007)
<i>Moschiola meminna</i>	2	AMNH: 200610, 240826	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	3,09	Price y Gittlemann (2007)
<i>Tragulus napu</i>	3	AMNH: 102464, 107108, 107109	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	4,5	Silva y Downing (1995)
Tylopoda							
Camelidae							
<i>Camelus bactrianus</i>	6	AMNH: 14109, 5137, 80232, 80233, 14113, MACN: 52.75	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	550	Janis (1990)
<i>Camelus dromedarius</i>	4	AMNH: 80198, 14108, MACN: 4.195, MLP: 1622	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	415	Silva y Downing (1995)
<i>Lama glama</i>	2	MACN: 26.114, 3.49	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	110	De Esteban-Trivigno et al. (2008)
<i>Lama guanicoe</i>	10	MACN: 4.294, MLP: 1.III.93.12, 1.III.93.11, 10.II.99.4, 4.VIII.98.8, 27.XII.01.25, 1.X.97.31, 1.X.97.34, sn, 469	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2006)	130 / 75	Janis (1990)
<i>Lama pacos</i>	9	MACN: 48.354, MLP: 14.IV.48.6, 1520, 1516, 1375, 1518, 1519, 1517, 1521	Abierto	Intermedio	Janis (1990)	52,7	Parera (2002)
<i>Vicugna vicugna</i>	14	MACN: 39.494, 45.13, 45.14, 45.15, 45.16, 37.2, 38.36, MLP: 31.XII.02.23, 30.XII.02.40, 30.XII.02.39, 13.IX.01.22, 13.IX.01.21, 30.XII.02.38, 30.XII.02.37	Abierto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	47,5	Price y Gittlemann (2007)
Perissodactyla							
Equidae							
<i>Equus asinus</i>	2	AMNH: 119480, 244439	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	245	De Esteban-Trivigno et al. (2008)
<i>Equus burchellii</i>	3	AMNH: 165059, 165057, 165060	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	313 / 302	Silva y Downing (1995)

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Equus caballus</i>	2	AMNH: 204071, 150043	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	350	Janis (1990)
<i>Equus grevyi</i>	4	AMNH: 82037, 82036, 54247, MACN: 25.52	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	450	Janis (1990)
<i>Equus hemionus</i>	3	AMNH: 57203, 57206, 57204	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	250	Janis (1990)
<i>Equus kiang</i>	2	AMNH: 117569, YPM: 9555	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	300	Janis (1990)
<i>Equus quagga</i>	1	YPM: 7481	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	275 (F)	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> (2008)
<i>Equus zebra</i>	3	AMNH: 81781, 81780, 83602	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	298 / 276	Silva y Downing (1995)
Rhinocerotidae							
<i>Ceratotherium simum</i>	1	AMNH: 51854	Abierto	Pastador	Mendoza y Palmqvist (2008)	1600	Silva y Downing (1995)
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	1	AMNH: 81892	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	950	Silva y Downing (1995)
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	1	AMNH: 35759	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	1750	Silva y Downing (1995)
<i>Rhinoceros unicornis</i>	3	AMNH: 171290, 54454, YPM: 7907	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	1705 / 1390	Silva y Downing (1995)
Tapiridae							
<i>Tapirus bardii</i>	4	AMNH: 35000, 29526, 80075, 208259	Mixto	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	300	Silva y Downing (1995)
<i>Tapirus indicus</i>	5	AMNH: 54657, 80077, MACN: 29.926, 30.351, 25.53	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	275	Janis (1990)
<i>Tapirus pinchaque</i>	1	AMNH: 149331	Mixto	Intermedio	Mendoza y Palmqvist (2008)	182	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> (2008)
<i>Tapirus terrestris</i>	7	MACN: 33.211, 4.329, 50.559, 10.25, MLP: 1681, 1398, 1397	Cerrado	Ramoneador	Mendoza y Palmqvist (2008)	245	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> (2008)
Diprotodontia							
Macropodidae							
<i>Dendrolagus dorianus</i>	2	WAM: M4973, M7643	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Dendrolagus lumholtzi</i>	4	WAM: M21009, M3384, M7644, M7645	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990) / Nowak (1991)		

Taxón	n	Especímenes	Hábitat	Dieta	Fuente	Masa M/F	Fuente
<i>Dendrolagus ursinus</i>	1	WAM: M17222	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus agilis</i>	3	WAM: M4612, M4614, M4615	Abierto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus antilopinus</i>	4	WAM: M19959, M19973, M19975, M19977	Abierto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus bernardus</i>	1	WAM: M17124	Mixto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus eugenii</i>	29	WAM: M2353, M2354, M3139, M3381, M3385, M3392, M3480, M3550, M35716, M3885, M3888, M3902, M3910, M3912, M3913, M3970, M4124, M4153, M4155, M4157, M4158, M4162, M4166, M4247, M4251, M4252, M6573, M6861, M6899	Mixto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus fuliginosus</i>	17	WAM: M12225, M12227, M16292, M16392, M16403, M17128, M18503, M19964, M19972, M19991, M19992, M4620, M5306, M5892, M6588, M6798, M7906	Mixto	Pastador	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus irma</i>	5	WAM: M16408, M16413, M16415, M16418, M16420	Mixto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus robustus</i>	17	WAM: M11949, M14331, M14737, M15840, M15848, M19941, M19942, M19957, M19966, M19969, M19971, M19974, M19980, M22905, M43286, M7097, M7854	Abierto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Macropus rufus</i>	18	WAM: M227, M3241, M3246, M3297, M3298, M3507, M3508, M3510, M3522, M3524, M3528, M3535, M4463, M4953, M5089, M5135, M5318, M5443	Abierto	Pastador	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Petrogale brachyotis</i>	6	WAM: M14321, M14324, M15355, M19865, M19880, M4142	Mixto	Intermedio	Janis (1990) / Nowak (1991)		
<i>Setonix brachyurus</i>	6	WAM: M3573, M3577, M3578, M3580, M3582, M3593	Cerrado	Ramoneador	Janis (1990) / Nowak (1991)		

Valores de Masa discriminado por sexo. Cuando los especímenes digitalizados son de un único sexo se especifica el valor seguido de M (masculino) o F (femenino). Cuando hay un único valor el valor reportado en la literatura no indica dimorfismo sexual.

Categorías en blanco: no se encontró información (hábitat, dieta o masa) y no fueron incluido en los análisis que implican una clasificación.

BIBLIOGRAFÍA DEL APÉNDICE I:

- DE ESTEBAN-TRIVIGNO, S, M MENDOZA, Y M DE RENZI. 2008. Body mass estimation in Xenarthra: A predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals?, *Journal of Morphology* 269:1276-1293.
- DUARTE, JMB. 1996. Guia de Identificação de Cervídeos Brasileiros. FUNEP, Jaboticabal:1-8.
- FADEEV, VA, Y AA SLUDSKII. 1982. Saigak v Kazakhstane: The Saiga in Kazakhstan, Alma-Ata, Kazakhstan: Academy of Sciences, USSR.
- JANIS, CM. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids, Pp. 255-300 en *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- KINGDON, J. 1997. The Kingdon Field Guide to African Mammals. Academic Press, London, UK.
- LESLIE, DMJ, Y GB SCHALLER. 2009. Bos grunniens and Bos mutus (Artiodactyla: Bovidae), *Mammalian Species* 836:1–17.
- MENDOZA, M, CM JANIS, Y P PALMQVIST. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression, *Journal of Zoology* 270:90-101.
- MENDOZA, M, Y P PALMQVIST. 2006. Characterizing adaptive morphological patterns related to diet in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla), *Acta Zoologica Sinica* 52:988-1008.
- MENDOZA, M, Y P PALMQVIST. 2008. Hypsodonty in ungulates: An adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat?, *Journal of Zoology* 274:134-142.
- MERINO, ML, N MILNE, Y SF VIZCAÍNO. 2005. A cranial morphometric study of deer (Mammalia, Cervidae) from Argentina using three-dimensional landmarks, *Acta Theriologica* 50:91-108.
- NOWAK, RM. 1991. Walker's Mammals of the World. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.
- OLIVER, WLR, CR COX, Y CP GROVES. 1993. The Philippine Warty Pigs (*Sus philippensis* and *Sus cebifrons*), Pp. 145-155 en *Status Surveu and Conservation Action Plan: Pigs, Peccaries, and Hippos* (W. L. R. Oliver, ed.). IUCN, Gland, Switzerland.
- PARERA, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica, 1ra. ed. El Ateneo, Buenos Aires.
- PRICE, SA, Y JL GITTLEMAN. 2007. Hunting to extinction: biology and regional economy influence extinction risk and the impact of hunting in artiodactyls, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:1845-1851.
- ROBINSON, M. 2005. The Arabian tahr: A review of its biology and conservation, *Caprinae Newsletter of the IUCN/SSC* October 2005:2-4.
- SILVA, M, Y JA DOWNING. 1995. CRC Handbook of mammalian body masses. Florida: CRC Press, Florida.
- SMITH, FA, ET AL. 2003. *Ecology* 84:3403.
- WANG, KP, Y PC CHEN. 1981. Notes on the Formosan serow (*Capricornis crispus swinhoei*) at Taipei Zoo, *International Zoo Yearbook* 21:201-202.

APÉNDICE II – MAMÍFEROS ACTUALES: OSA Y MASA CORPORAL

Especímenes actuales y valores de OSA utilizados en la sección de Área oclusal dentaria.

Reproducidas de Vizcaíno *et. al.* (2006a).

Catalogo	Especies	Masa (Kg)	OSA (mm ²)
XENARTHRA			
Dasypodidae			
MLP 739	<i>Chaetophractus villosus</i>	3,46	64,66
MLP 9.VI.99.8	<i>Chaetophractus villosus</i>	4,01	68,76
MLP 30.5.97.6	<i>Chaetophractus villosus</i>	4,09	74,00
MLP 22.IV.99.1	<i>Chaetophractus villosus</i>	4,35	71,83
MLP 20.IV.99.3	<i>Chaetophractus villosus</i>	4,4	71,22
MLP 15.X.98.3	<i>Chaetophractus villosus</i>	4,53	59,67
MLP 2.III.00.14	<i>Dasypus novemcinctus</i>	1,175	13,41
MLP 1750	<i>Dasypus novemcinctus</i>	2,37	25,81
MLP 15.VII.95.1	<i>Tolypeutes matacus</i>	1,32	31,81
MLP 1853	<i>Tolypeutes matacus</i>	1,56	29,80
MLP 16.IX.35.29	<i>Zaedyus pichiy</i>	1,27	24,11
MLP 1745	<i>Zaedyus pichiy</i>	1,36	31,82
MLP 2.VIII.49.1	<i>Zaedyus pichiy</i>	1,4	24,78
MLP 1237-b	<i>Zaedyus pichiy</i>	1,47	29,20
MLP 1237-a	<i>Zaedyus pichiy</i>	1,69	28,56
Tardigrada			
MNHN CG1909-246	<i>Bradypus cuculliger</i>	2,8	32,35
MNHN CG1909-244	<i>Bradypus cuculliger</i>	3,579	35,54
MACN 50119	<i>Bradypus tridactylus</i>	5,594	58,05
MNHN CG1955-595	<i>Bradypus tridactylus</i>	1,937	35,02
MNHN CG1956-688	<i>Bradypus tridactylus</i>	1,98	30,95
MNHN CG1999-1065	<i>Bradypus tridactylus</i>	2,793	31,95
MNHN CG1932-2006	<i>Bradypus tridactylus</i>	3,225	48,02
MNHN CG1984-1170	<i>Choloepus didactylus</i>	5,196	57,67
MNHN CG1966-3	<i>Choloepus didactylus</i>	7,61	49,98
MNHN CG1982-1064	<i>Choloepus didactylus</i>	8	44,56
MNHN CG1998-1819	<i>Choloepus didactylus</i>	8,414	55,82
ARTIODACTYLA			
Hippopotamidae			
MLP 1124	<i>Hippopotamus amphibius</i>	1200	3382,03
MNHN 1985-165	<i>Hippopotamus amphibius</i>	2049	3877,52
MNHN 1985-1893	<i>Hippopotamus amphibius</i>	2282	5095,52
MNHN w/n	<i>Hippopotamus amphibius</i>	2282	4154,93
MNHN 1965-1080	<i>Hippopotamus amphibius</i>	2532	3286,68
MNHN 1985-170	<i>Hippopotamus amphibius</i>	3729	5411,48
Giraffidae			
MNHN 1948-515	<i>Giraffa camelopardalis</i>	905,2	2855,26
MNHN 1985-200	<i>Giraffa camelopardalis</i>	685,8	1203,50
MNHN AE-806	<i>Giraffa camelopardalis</i>	634,7	1173,71
Antilocapridae			
MLP 1472	<i>Antilocapra americana</i>	55	410,18
Bovidae			
MLP 1453	<i>Bison bison</i>	450	1364,19
MLP s/n	<i>Bubalus bubalis</i>	150	893,81
MLP 1455	<i>Connochaetes gnou</i>	136	989,73

Catalogo	Especies	Masa (Kg)	OSA (mm ²)
Cervidae			
MLP 4.VII.98.5	<i>Dama dama</i>	44	519,85
MLP 20.VII.98.1	<i>Dama dama</i>	67	543,48
MLP 1359	<i>Hipocamelus bisulcus</i>	65	474,65
MLP 1364	<i>Hipocamelus bisulcus</i>	70	496,41
MACN 49356	<i>Mazama americana</i>	30	308,59
MACN 49380	<i>Mazama americana</i>	30	368,93
MACN 51122	<i>Mazama gouazoubira</i>	20	221,16
MLP 1.IX.00.4	<i>Mazama gouazoubira</i>	20	257,56
MACN 5032	<i>Mazama nana</i>	15	182,52
MLP 1338	<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	35	304,72
MLP 1341	<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	40	364,85
MLP 1066	<i>Blastocerus dichotomus</i>	120	717,53
MLP 22.II.99.1	<i>Blastocerus dichotomus</i>	140	778,93
MACN 47219	<i>Pudu puda</i>	12	187,75
Camelidae			
MLP 1757	<i>Camelus bactrianus</i>	322,4	2017,98
MNHN 1991-695	<i>Camelus bactrianus</i>	420	2311,89
MNHN w/n	<i>Camelus bactrianus</i>	483,4	2372,47
MLP 1622	<i>Camelus dromedarius</i>	390,1	2010,88
MNHN 1985-1900	<i>Camelus dromedarius</i>	257,9	2002,05
MNHN 1991-302	<i>Camelus dromedarius</i>	368,2	2012,05
MNHN 1985-202	<i>Camelus dromedarius</i>	467,3	1992,24
MNHN 1896-2017	<i>Camelus sp.</i>	369,3	1532,04
MNHN 1985-243	<i>Camelus sp.</i>	606,7	2458,43
MLP 1368	<i>Lama guanicoe</i>	110	1222,16
Perissodactyla			
MNHN 1977-65	<i>Equus africanus</i>	276	2557,27
MNHN 1977-70	<i>Equus burchellii</i>	280,8	2599,04
MNHN 1977-69	<i>Equus burchellii</i>	281,9	2700,01
MNHN 1977-74	<i>Equus burchellii</i>	302,2	2736,29
MNHN 2000-360	<i>Equus grevyi</i>	250,9	2616,67
MNHN 1977-66	<i>Equus grevyi</i>	420,7	3038,81
MNHN 1977-75	<i>Equus kiang</i>	290,7	2943,68
MNHN PeE-592	<i>Equus quegga</i>	278,2	2826,87
MNHN 1977-68	<i>Equus zebra</i>	345,5	2815,04
MNHN 1977-67	<i>Equus zebra</i>	314,3	2933,39
MNHN 1977-77	<i>Equus zebra</i>	314,3	2782,73
MNHN 1933-562	<i>Equus zebra</i>	382,9	3281,22
MLP 1390	<i>Equus equus</i>	350	3285,78
MNHN 1986-160	<i>Rhinoceros indians</i>	1264	3780,16
MNHN 1896-2003	<i>Rhinoceros javanicus</i>	1637	6249,90
MLP 1125	<i>Rhinoceros unicornis</i>	1300	5191,69
MNHN PeE-588	<i>Rhinoceros unicornis</i>	1065	2662,20
MNHN 1884-5	<i>Tapirus bairdii</i>	218,4	1731,00
MNHN PeE-589	<i>Tapirus indicus</i>	291,1	1872,67
MNHN 1986-160	<i>Tapirus pinchacus</i>	209,8	1531,32
MLP 754	<i>Tapirus terrestris</i>	238,9	2239,10
MLP 1641	<i>Tapirus terrestris</i>	247,8	1934,43
Elephantidae			
MLP 1122	<i>Elephas maximus</i>	2500	8300,00
MNHN 1965-94	<i>Loxodonta africana</i>	3583	8498,76
MNHN s/n	<i>Loxodonta africana</i>	2171	8505,65

Catalogo	Especies	Masa (Kg)	OSA (mm ²)
MLP 1123	<i>Loxodonta africana</i>	4000	17500,00
MNHN CLXXFC	<i>Loxodonta africana</i>	4317	11299,69
MNHN 101	<i>Loxodonta africana</i>	4637	9790,45
Tubulidentata			
MLP 1765	<i>Orycteropus afer</i>	60	270,97
Hyracoidea			
MNHN 1897-654	<i>Dendrohyrax arborens</i>	2,37	62,48
MNHN 1912-627	<i>Dendrohyrax arborens</i>	2,553	49,15
MNHN 1911-1032	<i>Dendrohyrax arborens</i>	2,876	77,34
MNHN 1962-996	<i>Dendrohyrax arborens</i>	3,077	71,28
MNHN 1977-264	<i>Dendrohyrax arborens</i>	3,882	99,57
MHNP CG1895-408	<i>Denrohyrax validus</i>	3,6	95,69
MNHN 1977-305	<i>Procavia capensis</i>	2,291	83,61
MNHN 1972-431	<i>Procavia capensis</i>	3,25	119,91
MNHN 1970-443	<i>Procavia capensis</i>	3,46	132,66
MNHN 1972-412	<i>Procavia capensis</i>	3,55	90,00
MNHN 1972-410	<i>Procavia capensis</i>	4,2	134,89
Rodentia			
MLP 12.II.92.5	<i>Cavia aperea</i>	0,206	19,74
MLP 12.II.92.4	<i>Cavia aperea</i>	0,282	24,44
MLP 12.II.92.2	<i>Cavia aperea</i>	0,285	24,70
MLP 12.II.92.3	<i>Cavia aperea</i>	0,382	30,02
MLP 12.II.92.1	<i>Cavia aperea</i>	0,56	32,66
MLP 29.XII.00.15	<i>Cavia aperea</i>	1,01	25,91
MLP 21.III.98.27	<i>Ctenomys azarae</i>	0,114	8,52
MLP 7.X.92.10	<i>Ctenomys maulinus</i>	0,225	9,70
MLP 2.V.00.8	<i>Ctenomys talarum</i>	0,113	8,08
MLP 2.V.00.6	<i>Ctenomys talarum</i>	0,12	6,83
MLP 2.V.00.9	<i>Ctenomys talarum</i>	0,084	6,61
MLP 2.V.00.7	<i>Ctenomys talarum</i>	0,09	7,93
MLP 1080	<i>Dolichotis patagonum</i>	7,693	96,49
MLP 207	<i>Dolichotis patagonum</i>	11,319	89,99
MLP 208	<i>Dolichotis patagonum</i>	9,864	88,60
MLP 18.VIII.92.16	<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	48,5	483,42
MLP 208	<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	50,074	564,08
MLP 1651	<i>Lagostomus maximus</i>	5,14	189,28
MLP 15.V.93.3	<i>Lagostomus maximus</i>	4,111	159,67
MLP 1.XII.00.6	<i>Lagostomus maximus</i>	4,929	119,35
MLP 8.IX.98.5	<i>Lagostomus maximus</i>	4,650	95,33
MLP 1081	<i>Pediolagus salinicola</i>	1,693	33,30

APÉNDICE III – TERMINOLOGÍA NAV – SCHALLER (2007)

Cráneo		
1	os parietale	Hueso parietal
2	<i>crista sagittalis externa</i>	Cresta media externa
3	<i>linea temporalis</i>	borde de la fosa temporal donde se origina la fascia del músculo temporal
4	<i>sutura coronalis</i>	sutura entre frontal y parietal
5	<i>sutura lamboidea</i>	sutura entre el parietal y el occipital
6	<i>sutura squamosa</i>	sutura entre el parietal y el temporal
7	os occipitale	hueso occipital
8	<i>crista nuchae</i>	la cresta transversa sobre la superficie externa de la escama
9	<i>sutura occipitosquamosa</i>	sutura entre el occipital y la escama temporal
10	os temporale pars squamosa	hueso temporal, parte escamosa
11	<i>processus zygomaticus</i>	parte del hueso zigomático (yugal) que forma parte del arco zigomático
12	<i>crista supramastoidea</i>	borde superior sobre la superficie externa del proceso occipital del temporal para el origen de la fascia del músculo temporal
13	<i>sutura temporozygomatica</i>	sutura entre el temporal y el hueso zigomático (yugal)
14	<i>fossa mandibularis</i>	fosa para la articulación del cóndilo mandibular
15	<i>tuberculum articulare</i>	eminencia redondeada rostral a la fossa mandibularis en la articulación cráneo mandibular
16	<i>facies articularis</i>	superficie para la articulación cráneo-mandibular
17	<i>facies temporalis</i>	superficie externa del temporal
18	os zygomaticum	hueso zigomático (yugal)
19	<i>margo infraorbitalis</i>	borde interno inferior de la órbita
20	<i>sutura lacrimozygomatica</i>	sutura entre lagrimal y zigomático (yugal)
21	<i>sutura zygomaticomaxillaris</i>	sutura entre el hueso zigomático (yugal) y el maxilar
22	<i>facies orbitalis</i>	superficie de la órbita
23	<i>crista facialis</i>	borde superior de la depresión sobre maxilar y zigomático (yugal) donde se inserta el músculo masetero
24	<i>processus temporalis</i>	proceso dirigido caudalmente del zigomático (yugal) que forma parte del arco zigomático
25	Maxilla	maxilar
26	<i>foramen infraorbitale</i>	foramen infraorbitario
27	<i>palatum osseum</i>	paladar duro
28	<i>sutura maxilloincisiva</i>	sutura entre el maxilar y el hueso incisivo (premaxilar)
29	<i>sutura nasomaxillaris</i>	sutura entre el nasal y el maxilar
30	<i>torus palatinus</i>	protuberancia media longitudinal dispuesta caudalmente sobre la superficie ventral del paladar óseo

31	<i>sutura palatina transversa</i>	sutura entre el palatino y el maxilar
32	<i>sutura palatina mediana</i>	sutura entre ambas mitades del paladar rígido
33	os frontale	hueso frontal
34	<i>margo supraorbitalis</i>	borde superior de la órbita
35	<i>sulcus supraorbitalis</i>	depresión sobre el frontal desde la abertura de los canales supraorbitarios
36	<i>canalis supraorbitalis</i>	canal medial sobre el frontal para el pasaje de venas y nervios
37	<i>tuber frontale</i>	eminencia plana sobre la superficie externa del frontal.
38	<i>arcus zygomaticus</i>	arco zigomático
39	<i>orbita</i>	órbita
40	<i>fossa temporalis</i>	fosa temporal
41	<i>fossa infratemporalis</i>	fosa infratemporal, también llamada fosa masetérica Janis (1990a).
42	<i>fossa frontalis</i>	depresión sobre la superficie externa del frontal
43	<i>foramen magnum</i>	foramen magno
44	<i>condylus occipitalis</i>	cóndilo occipital
45	<i>processus paracondylaris</i>	proceso paraoccipital

Mandibula		
2	corpus mandibulae	Cuerpo mandibular
3	<i>pars incisiva</i>	parte rostral incluyendo los alvéolos de los incisivos.
4	<i>synostosis intermandibularis</i>	sínfisis mandibular fusionada
5	<i>pars molaris</i>	parte caudal del cuerpo mandibular con los alvéolos para los premolares y molares
6	<i>margo ventralis</i>	borde ventral
7	<i>margo alveolaris</i>	borde dorsal presentando los alvéolos
8	<i>incisura vasorum facialis</i>	comisura para el pasaje de las venas faciales
9	ramus mandibulae	rama mandibular
10	<i>angulus mandibulae</i>	ángulo entre el cuerpo y la rama de la mandíbula
11	<i>processus coronoideus</i>	proceso ascendente donde se inserta el músculo temporal
12	<i>caput mandibulae</i>	cabeza articular del proceso condilar de la mandíbula
13	<i>collum mandibulae</i>	cuello del proceso condilar de la mandíbula
14	<i>processus condylaris</i>	proceso condilar de la mandíbula
15	<i>incisura mandibulae</i>	comisura entre el proceso coronoides y el proceso articular

APÉNDICE IV – CÓDIGO EN R PARA REFLEJAR VISTAS DE A. HABER

```

AMP <- function(X, midline, right, left)
{
  Mm <- X[midline,]
  Xm <- mean(Mm[,1], na.rm=T)
  Ym <- mean(Mm[,2], na.rm=T)
  Zm <- mean(Mm[,3], na.rm=T)
  Xc <- cbind(X[,1]-Xm, X[,2]-Ym, X[,3]-Zm) # translating
  W <- Xc[midline,]
  i <- which(is.na(W[,1]))
  if (length(i)>0) W<-W[-i,] # discarding missing midline
LM's
  V<-svd(W)$v
  Xa <- Xc%%V # align along the midline plane
  Er <- round(Xa[midline,3], 2)
  Mr <- Xa[right,]
  Ml <- Xa[left,]
  i <- which(is.na(Mr),arr.ind=TRUE)
  Mr[i[which(i[,2]==3),1],3] <- -Ml[i[which(i[,2]==3),1],3]
  Mr[which(is.na(Mr))] <- Ml[which(is.na(Mr))]
  i <- which(is.na(Ml),arr.ind=TRUE)
  Ml[i[which(i[,2]==3),1],3] <- -Mr[i[which(i[,2]==3),1],3]
  Ml[which(is.na(Ml))] <- Mr[which(is.na(Ml))]
  Xaf <- rbind(Xa[midline,], Mr, Ml)
  Mr[,3] <- -(Mr[,3])
  Mav <- (Mr+Ml)/2 # averaged
  Mavcomp<-rbind(Xa[midline,], Mav)
  dev <- sqrt(rowSums(Mr-Ml)^2)
  list(reflected=Xaf,averaged=rbind(Xa[midline,],Mav),errors=Er,
asymmetry=dev)
}
# Xaf matriz con los landmarks reflejados

```

APÉNDICE V – CÓDIGO EN R PARA UNIFICAR VISTAS DE A. HABER

```

unifyVD <- function(Xv, Xd, comV, comD, average=F)
{
  V <- Xv[comV,] # the common ventral LM's
  D <- Xd[comD,] # the dorsal common LM's
  V[which(is.na(D))] <- NA
  D[which(is.na(V))] <- NA
  Xm_V <- mean(V[,1], na.rm=TRUE)
  Ym_V <- mean(V[,2], na.rm=TRUE)
  Zm_V <- mean(V[,3], na.rm=TRUE)
  Xvc <- cbind(Xv[,1]-Xm_V, Xv[,2]-Ym_V, Xv[,3]-Zm_V) #
translating
  Vc <- cbind(V[,1]-Xm_V, V[,2]-Ym_V, V[,3]-Zm_V) # centering
  Vcs <- Vc/sqrt(sum(Vc^2, na.rm=TRUE)) # scaled to centroid
size
  Xm_D <- mean(D[,1], na.rm=TRUE)
  Ym_D <- mean(D[,2], na.rm=TRUE)
  Zm_D <- mean(D[,3], na.rm=TRUE)
  Xdc <- cbind(Xd[,1]-Xm_D, Xd[,2]-Ym_D, Xd[,3]-Zm_D) #
translating      Dc <- cbind(D[,1]-Xm_D, D[,2]-Ym_D, D[,3]-Zm_D) #
centering        Dcs <- Dc/sqrt(sum(Dc^2, na.rm=TRUE)) # scaled to
centroid size
  M <- t(na.omit(Dcs)) %*% na.omit(Vcs)
  SVD <- svd(M)
  V <- SVD$v
  U <- SVD$u
  L <- diag(SVD$d)
  S <- ifelse(L<0, -1, L)
  S <- ifelse(L>0, 1, L)
  RM <- V %*% S %*% t(U) # the rotation matrix
  Xvr <- Xvc %*% RM # rotate all the translated ventral LM's
  Vr <- Xvr[comV,] # the rotated common ventral LM's
unscaled
  dv <- rbind(Xdc, Xvr)
  if (average==TRUE) {
    dv[comV[which(is.na(dv[comV,1]))],] <-
dv[comD[which(is.na(dv[comV,1]))],]
    dv[comD[which(is.na(dv[comD,1]))],] <-
dv[comV[which(is.na(dv[comD,1]))],]
    dv[comD,] <- (dv[comD,]+dv[comV,])/2
    dv <- dv[-which(!is.na(match(rownames(dv), comV))),]
    dev <- sqrt(rowSums((Vr-Dc)^2))
  }
  list(dv)
  list(unified=round(dv, 2), errors=dev) }

```

APÉNDICE VI – CÓDIGO EN R PARA CORREGIR ÁNGULO

```

CAeHM<-function(M,sinf,Izq,Der,pivI,pivD,Cr,TaI,TaD)
{
library(rgl)
library(rgl)
TMtx<-translationMatrix(-M[sinf[1],1],-M[sinf[1],2], -M[sinf[1],3])
M<-asHomogeneous(M)
tslM<-M %*% TMtx # trasladar al origen sobre x
Tsinf<-rbind(tslM[sinf,])
Lproy<-sqrt(sum(Tsinf[2,1:2]^2))
rotx<-matrix(c((Tsinf[2,2]/Lproy),(Tsinf[2,1]/Lproy),rep(0,2),-
(Tsinf[2,1]/Lproy),(Tsinf[2,2]/Lproy),rep(0,4),1,rep(0,4),1),4,4,byrow=T)
rotM<-tslM %*% rotx
normaM<-sqrt(sum((M[pivI,]-M[pivD,])^2))
normaCr<-sqrt(sum((Cr[TaI,]-Cr[TaD,])^2))
if (normaM>normaCr) {z=-1} else {z=1}
A<-colMeans(rbind(rotM[pivI,1:3],rotM[pivD,1:3]))[1]
C<-colMeans(abs(rbind(M[pivI,],M[pivD,]))) [3]
L<-sqrt((A^2)+(C^2))
alfa<-(acos((normaCr/2)/L))# angulo Craneo
betta<-(acos((normaM/2)/L))#angulo Mandibula
if (normaM<normaCr) {angulo<-alfa-betta} else {angulo<-betta-alfa}
rotMtx<-rotationMatrix(-z*abs(angulo), 0, 1, 0)
rotM[Der,]<-rotM[Der,] %*% rotMtx
rotMtx<-rotationMatrix(z*abs(angulo), 0, 1, 0)
rotM[Izq,]<-rotM[Izq,] %*% rotMtx
rotM<-rotM %*% solve(rotx)
rotM<-rotM %*% solve(TMtx)
M<-asEuclidean(rotM)
M<-as.data.frame(M)
}

```

Donde **M** es la matriz de landmarks de tres dimensiones de la mandíbula, **sinf**, vector de dos elementos conteniendo el índice de la fila de los landmarks *infradentale* y *gnathion* en ese orden. **Izq**, **Der**, **pivI**, **pivD**, vectores con los índices de las filas de los landmarks de la: hemimandíbula izquierda, hemimandíbula derecha, pivot de la hemimandíbula izquierda y pivot de la hemimandíbula derecha, respectivamente. **Cr**, matriz de landmarks de tres dimensiones del cráneo, **TaI**, **TaD**, vectores con los índices de las filas de los landmarks del pivot sobre el tuberculo articular izquierdo y derecho respectivamente. **M** y **Cr** se obtienen dividiendo la matriz **dv** obtenida luego de la aplicación de la función **unifyVD** del apéndice VI.

APÉNDICE VII – MASAS CORPORALES MEDIDAS LINEALES

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza <i>et al.</i> (2006)							Janis (1990a)			Mendoza <i>et al.</i> (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV.	n
Astrapotheria																							
AMNH 9278	<i>Astrapotherium magnum</i>	Adulto	Cr y Md	462,8	1.478,9	282		140,0	735,27	2.149,	1.327,2	1.074,4	1.006,3	1.018,3	713,9	702,45	728,44	905,06	89,58	6	938,73	25,01	7
YPM-PU 15332	<i>Astrapotherium magnum</i>	Subadulto	Cr y Md		667,56	163,15	1.437,9	150,7	484,41	502,23	627,46	1.202,4	1.098,6	1.234,6	272,6	456,94	508,72	582,45	83,23	6	771,54	51,42	7
YPM-PU 15261	<i>Astrapotherium magnum</i>	Adulto	Cr	780,2	1.153,7	422,7									713,9			818,64	46,53	3	713,93		1
YPM-PU 15864	<i>Astrapotherium magnum</i>	Adulto	Md				4.203,8		1.032	3.646								2.960,6	57,19	3			
YPM-PU 15142	<i>Astrapotherium magnum</i>	Senil	Md				2.448,6	268,9	962,56	1.959,1		1.322,1	1.294,1	1.399,7		978,03	1.063	1.428,8	69,53	4	1.211,40	14,94	5
Litopterna																							
Macraucheniiidae																							
YPM-PU 15164	<i>Theosodon garretorum</i> (HOLOTIPO)	Adulto	Md				251,78	36,66	105,92	169,88		180,74	166,32	194,96		155,76	168,90	142,74	65,00	4	173,34	8,65	5
YPM-PU 15378	<i>Theosodon garretorum</i>	Juvenil	Md				259,95	31,49		164,24								153,80	75,53	3			
AMNH 9230	<i>Theosodon gracilis</i>	Adulto	Cr	105,86	64,36	33,76									71,83			69,95	53,22	3	71,83		1
MACN-A 9297	<i>Theosodon gracilis</i>	Subadulto	Md				305,36	30,85	101,76	173,47		200,49	187,87	214,62		166,84	177,64	154,93	76,64	4	189,49	9,90	5
YPM-PU 16002	<i>Theosodon lallemanti</i>	Juvenil	Md							4,90								4,90		1			
MACN-A 2487-90	<i>Theosodon lydekkeri</i> (TIPO)	Adulto	Cr y Md			27,78	187,11	35,15	106,25	160,74		143,67	146,39	178,90				105,53	69,53	5	156,32	12,54	3
MACN-A 9269-88	<i>Theosodon lydekkeri</i>	Juvenil	Cr y Md	98,26	102,65	29,23	120,51	18,47	83,21	153,19		78,54	82,02	90,87		133,46	139,15	88,46	55,69	7	104,81	27,83	5
YPM-PU 16041	<i>Theosodon sp</i>	Adulto	Cr		89,50													89,50		1			
Proterotheriidae																							
YPM-PU 15368	<i>Anisolophus australis</i>	Adulto	Cr		61,91													61,91		1			
YPM-PU 15295	<i>Anisolophus australis</i>	Adulto	Md				38,53			13,07								25,80	69,78	2			
YPM-PU 15996	<i>Anisolophus australis</i>	Adulto	Md				56,69	5,73	16,57	22,61		46,33	40,14	38,95		26,33	25,26	25,74	86,61	4	35,40	26,03	5
YPM-PU 15309	<i>Anisolophus floweri</i>	Subadulto	Md				93,35			72,31								82,83	17,96	2			
MACN-A 9200-08	<i>Diadiaphorus majusculus</i> (TIPO <i>D. robustus</i>)	Adulto	Cr y Md	43,25	56,43	24,69	147,24	19,18	62,45	109,09	106,95	100,32	98,10	109,78				66,85	70,41	7	103,79	5,29	4
AMNH 9291	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Cr y Md	46,66	58,94	26,59	133,83	17,28		103,77						99,38	103,50	65,47	70,58	6	101,44	2,87	2
MACN-A 2711-12	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Cr y Md				97,16			88,29								92,73	6,76	2			
MACN-A 9180-82	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Cr y Md		90,52	28,64	96,32	22,37	56,00	102,72		69,21	68,65	76,33		104,98	109,36	67,93	53,57	6	85,71	23,20	5

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza et al. (2006)							Janis (1990a)			Mendoza et al. (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV	n
MPM 3397	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Cr y Md	37,16	80,49	21,49	83,29	23,76	59,63	71,11		80,69	81,22	95,54		101,31	110,60	55,06	48,78	7	93,87	13,81	5
AMNH 9270	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Cr	47,67	83,03	30,65									45,35			56,09	49,68	3	45,35		1
MPM 3658	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Cr		101,72	25,02												68,38	85,58	2			
AMNH 9196	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Md				117,81	26,41	58,19	84,66		97,84	93,42	103,09		104,11	108,47	72,48	54,13	4	101,39	5,76	5
YPM-PU 15799	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	Md				156,36	26,30	77,87	129,53		113,02						98,61	59,04	4	113,02		1
YPM-PU 15718	<i>Proterotherium sp</i>	Adulto	Md				52,30	11,60	27,90	41,21		44,22						33,58	52,77	4	44,22		1
AMNH 9527	<i>Proterotherium sp</i>	Adulto	Md				24,70	11,66		25,12								20,64	37,34	3			
MACN-A 5971	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i> (TIPO <i>T. fortis</i>)	Adulto	Cr	24,11	46,07	17,74												30,54	50,71	3			
MACN-A 8666	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i> (TIPO <i>P. principale</i>)	Adulto	Cr	24,32	48,82	16,16									19,23			31,16	57,10	3	19,23		1
MPM 3493	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	Adulto	Cr		66,20	17,00												44,83	83,63	2			
YPM-PU 15436	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	Adulto	Md				37,47	12,80		38,97								30,02	49,40	3			
YPM-PU 15732	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	Adulto	Md				74,57	8,09	30,05	40,23		59,92	49,23	41,87				38,70	72,42	4	50,34	18,03	3
YPM-PU 15722	<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	Adulto	Md				27,27			32,23								29,75	11,79	2			
YPM-PU 15997	<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	Juvenil	Md					12,45	20,50	1,31								11,27	84,38	3			
MACN-A 8970-71	<i>Tetramerorhinus mixtum</i> (TIPO <i>P. mixtum</i>)	Adulto	Cr y Md	21,22	30,01	15,53	40,15	11,28	30,44	32,87	39,06	42,36	41,29	45,12		46,64	48,46	26,29	39,59	7	43,82	8,06	6
YPM-PU 15169	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Cr	11,98	19,26	6,60												13,17	50,37	3			
YPM-PU 15240	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Cr	16,98		14,63												15,96	10,51	2			
YPM-PU 15721	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Cr	14,24	34,35	6,99												19,65	76,51	3			
YPM-PU 15724	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Cr		20,68	6,95												14,74	70,28	2			
AMNH 9245	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Cr	20,87	44,33	13,49												27,53	61,39	3			
MACN-A 2958	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Md				24,96			21,92								23,44	9,17	2			0
YPM-PU 15714	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	Md				28,85	8,95	20,45	22,24		31,36	27,86	26,63				20,26	41,14	4	28,62	8,58	3
YPM-PU 15236	<i>Thoatherium minusculum</i>	Juvenil	Cr y Md	12,19		9,19		10,48	15,80	0,91						11,52	12,48	9,70	56,75	5	12,00	5,66	2
YPM-PU 15719	<i>Thoatherium minusculum</i>	Subadulto	Md				30,63	7,82	20,00	26,41		28,69	26,08	25,21		28,33	27,04	21,39	46,86	4	27,07	5,43	5
Notoungulata																							

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza <i>et al.</i> (2006)							Janis (1990a)			Mendoza <i>et al.</i> (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV.	n
Toxodontia																							
Toxodontidae (Nesodontinae)																							
MACN-A 11689	<i>Adinotherium corriguenense</i> (TIPO)	Adulto	Cr	55,32														55,32		1			
MACN-A 5352-53	<i>Adinotherium ovinum</i> (TIPO <i>A. ferum</i>)	Adulto	Cr y Md	62,37	187,96		128,27	64,35		116,92								114,34	46,39	5			
YPM-PU 15003	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr y Md		188,96	48,75	69,25			74,41								100,10	66,48	4			
MPM 3575	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr y Md	54,45	209,77	51,12	100,72			100,73								107,20	62,06	5			
MPM 3666	<i>Adinotherium ovinum</i>	Subadulto	Cr y Md			35,77	63,44	46,79	55,43	21,36	136,52	127,08	138,11				44,65	37,13	5	133,90	4,45	3	
MPM 3667	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr y Md	56,48		68,53	120,51			125,10								93,01	38,00	4			
MACN-A 5354	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr			50,78												50,78		1			
MACN-A 923	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr			60,83												60,83		1			
MACN-A 926	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr			61,08												61,08		1			
MLP 84.III.9.10	<i>Adinotherium ovinum</i>	Subadulto	Cr			51,10												51,10		1			
YPM-PU 15114	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	Cr			31,34												31,34		1			
YPM-PU 15118	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr	57,38	136,94	52,27												85,78	57,76	3			
YPM-PU 15382	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr	53,60		53,65												53,88	0,07	2			
YPM-PU 15493	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr			51,19												51,19		1			
YPM-PU 15983	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr			35,23												35,23		1			
YPM-PU 15986	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	Cr			33,94												33,94		1			
YPM-PU 15989	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr		212,96	59,05												146,17	80,02	2			
YPM-PU 56890	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	Cr			43,01												43,01		1			
AMNH 9571	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr	52,75	167,75	46,49												93,89	76,72	3			
MPM 3541	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	Cr			32,21												32,21		1			
MPM 3543	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr	46,34		42,34												44,69	6,38	2			
MPM 3532	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Cr	49,12	189,28	49,52												101,52	84,20	3			
YPM-PU 15158	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	Md				82,69	42,97		90,67								72,59	35,43	3			
YPM-PU 15136	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	Md				108,31			104,73								106,52	2,38	2			

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza <i>et al.</i> (2006)							Janis (1990a)			Mendoza <i>et al.</i> (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV.	n
AMNH 9517	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	Md					28,40	27,57	2,61						28,80	30,95	19,27	75,06	3	29,88	5,09	2
AMNH 9532	<i>Adinotherium robustum</i>	Adulto	Cr	64,93		54,50												60,36	12,35	2			
AMNH 9497	<i>Adinotherium robustum</i>	Senil	Cr	67,30		49,27												59,18	21,87	2			
MPM 3476	<i>Adinotherium robustum</i>	Adulto	Cr	77,80	119,15	71,29												91,81	29,03	3			
MACN-SC 4355	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	Cr y Md	59,58	180,22	46,68	79,58	54,67	74,13	91,65	167,39	81,78	82,97	89,87	105,58	141,19	146,32	86,59	54,00	7	116,44	29,85	7
MACN-A 5346	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	Cr	80,05	229,18	95,34								117,62				140,45	60,84	3	117,62		1
MLP 12_5	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	Cr	55,09	82,59	59,69								80,05				67,09	22,39	3	80,05		1
AMNH 9171	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	Cr	49,26	120,64	48,59												75,88	56,85	3			
AMNH 9276	<i>Adinotherium sp</i>	Juvenil	Cr			10,41												10,41		1			
MPM 3535	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	Cr	64,80		59,76												62,75	5,72	2			
MACN-A 5348	<i>Adinotherium sp</i>	Juvenil	Md					17,37	26,83	11,45								18,45	41,82	3			
AMNH 9141	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	Md				127,25	90,06	113,49	205,46		97,98	104,10	118,87		242,78	262,76	134,88	37,30	4	165,30	48,71	5
YPM-PU 16012	<i>Nesodon cornutus</i> (HOLOTIPO)	Adulto	Cr		649,69	235,57												470,90	66,16	2			
MACN-A 775	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md			263,33	1.039,06			1.219,29								1.129,18	11,29	3			
YPM-PU 15002	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md							2.024,92								2.024,92		1			
YPM-PU 15492	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md		656,49	197,14	717,10	221,12	303,94	795,79		371,29	372,25	395,46		640,71	658,42	495,77	56,07	6	487,63	30,41	5
YPM-PU 15000	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md	309,74	756,74	236,98	941,37	327,25	484,30	1.361,63	1.063,50	468,84	493,82	564,38	397,01			642,17	65,27	7	597,51	44,73	5
YPM-PU 15001	<i>Nesodon imbricatus</i>	Juvenil	Cr y Md			75,83				10,37								41,67	107,39	2			
YPM-PU 15215	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md			269,16	801,94	223,98	389,66	1.289,17	747,23	356,03	368,55					606,86	75,69	5	490,60	45,32	3
YPM-PU 15256	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md	309,68	635,89	288,83	1.006,88	245,65	370,68	1.268,59	749,57	417,12	427,28	479,61	343,29	930,80	980,35	598,57	68,29	7	618,29	42,68	7
YPM-PU 15336	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr y Md	375,68		268,45	536,41	230,00	367,98	779,67	865,42	343,91	358,14	375,78		728,03	738,80	431,13	47,65	6	568,35	41,22	6
YPM-PU 15354	<i>Nesodon imbricatus</i>	Juvenil	Cr y Md	41,65	125,62	41,32				4,12								56,05	96,67	4			
MACN-A 5305	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr	309,77		235,50												276,49	19,26	2			
YPM-PU 15135	<i>Nesodon imbricatus</i>	Juvenil	Cr			202,90												202,90		1			
YPM-PU 15141	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr	364,98		273,57												323,94	20,24	2			
YPM-PU 15252	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Cr	317,43	700,11	264,95												446,08	55,57	3			

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza <i>et al.</i> (2006)							Janis (1990a)			Mendoza <i>et al.</i> (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV.	n
MACN-A 5145	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Md				799,80	286,98	422,17	1.001,75		454,75	467,17	514,49		878,64	920,14	634,28	52,67	4	647,04	35,84	5
MLP 12-250	<i>Nesodon imbricatus</i> (TIPO)	Adulto	Md				799,08	366,77	517,21	1.520,08		393,85	409,53	426,53		1.045,55	1.055,49	809,45	63,93	4	666,19	52,70	5
YPM-PU 15260	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Md				817,09	252,94	402,76	931,15		470,80	473,07	501,86		783,71	802,32	607,58	54,02	4	606,35	28,20	5
YPM-PU 15400	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Md				395,49	123,18	121,29	13,75		1.450,20	1.108,74	1.267,35				164,46	99,70	4	1.275,43	13,40	3
AMNH 9192	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Md				971,29	363,10	514,98	1.177,84		562,29	588,20	682,40		1.127,93	1.225,53	764,51	50,42	4	837,27	37,62	5
MPM 3659	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	Md					216,04		1.151,30						770,98	794,01	694,78	96,73	2	782,50	2,08	2
AMNH 9128	<i>Nesodon sp</i>	Adulto	Cr y Md	406,44			1.006,88			1.412,13								934,17	53,73	3			
AMNH 9168	<i>Nesodon sp</i>	Adulto	Cr y Md				617,46			690,55								654,01	7,90	2			
AMNH 9510	<i>Nesodon sp</i>	Adulto	Md				763,20	180,19	260,82	910,67		309,69	311,08	344,64		649,41	679,43	536,08	68,55	4	458,85	41,08	5
Typotheria																							
Interatheriidae																							
YPM-PU 15043	<i>Interatherium excavatum</i>	Adulto	Cr y Md	1,76	2,74	2,39				0,71								1,93	46,89	4			
AMNH 9299	<i>Interatherium extensum</i>	Adulto	Cr	1,41	2,53													2,00	40,20	2			
YPM-PU 15100	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,97	5,23		0,97	2,01	2,32	1,01		2,58	2,72	3,03		4,16	4,49	2,33	69,37	6	3,40	25,66	5
YPM-PU 15300	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,51	4,49			1,39	1,83	1,37							3,37	2,19	63,21	5	3,37		1
YPM-PU 15296	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,17	2,68	1,66	1,09	1,17	1,70	0,61	3,76	3,06	2,98	3,08		2,70	2,76	1,47	45,81	7	3,06	12,38	6
YPM-PU 15401	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md			1,82	1,15	1,26	1,94	1,30	4,53	2,21	2,33	2,46		3,62	3,77	1,49	24,04	5	3,15	30,22	6
AMNH 9154	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,38	3,34	2,14	0,50								2,35			1,89	65,42	4	2,35		1
AMNH 9284	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md			2,73	0,60	1,52	1,84	0,88		1,58	1,75	1,81		3,48	3,59	1,49	55,48	5	2,44	41,04	5
MPM 3471	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,70	4,13	3,01	1,20	1,18	1,75	1,16	3,40	2,30	2,39	2,62	2,85	3,58	3,79	2,06	56,21	7	2,99	20,01	7
MPM 3469	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,68	2,46	2,89	1,24	1,11	1,75	1,39	3,36	2,07	2,18	2,38	2,56	3,74	3,95	1,80	36,79	7	2,89	26,84	7
MPM 3527	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr y Md	1,71	3,72	3,06	1,11	1,54	2,20	1,75	4,32	1,94	2,07	2,35	3,66	4,44	4,79	2,18	42,78	7	3,37	36,22	7
YPM-PU 15293	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Cr	1,55	3,19	2,37												2,41	34,60	3			
MPM 3528	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	Md				1,45	1,96	2,65	1,68		2,90	3,03	3,35		5,11	5,43	1,93	26,89	4	3,96	30,49	5
YPM-PU -1502	<i>Interatherium sp</i>	Adulto	Cr	1,43	4,06	2,85												2,84	47,35	3			
YPM-PU 15554	<i>Interatherium sp</i>	Adulto	Md				0,96	1,66	1,67	1,07		1,95	2,04	2,24		3,82	4,04	1,33	28,21	4	2,82	36,32	5

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza et al. (2006)							Janis (1990a)			Mendoza et al. (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV.	n
YPM-PU 15666a	<i>Interatherium sp</i>	Juvenil	Md				0,74	1,06	1,11	0,11		4,67						0,75	60,95	4	4,67		1
AMNH 9483	<i>Interatherium sp</i>	Adulto	Md				0,52	0,81	1,31	0,78		1,15	1,23	1,29		2,49	2,54	0,85	38,61	4	1,74	40,77	5
AMNH 9187	<i>Protypotherium attenuatum</i>	Adulto	Cr y Md			2,75	2,22			2,42								2,46	10,87	3			
YPM-PU 15665	<i>Protypotherium attenuatum</i>	Adulto	Cr	2,12	6,61	2,67									3,51			3,96	64,45	3	3,51		1
MACN-A 3991	<i>Protypotherium attenuatum</i>	Adulto	Md				5,77	1,73	2,58	3,19		6,14	5,82	5,96		5,82	5,88	3,35	52,48	4	5,92	2,26	5
MACN-A 3882	<i>Protypotherium australe</i> (TIPO)	Adulto	Cr	3,70	6,66	4,21									7,29			4,98	32,58	3	7,29		1
YPM-PU 15828	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr y Md	4,42	6,69	5,29	7,90	2,96	5,11	7,05	17,06	7,91	7,98	8,73				5,69	30,13	7	10,42	42,63	4
AMNH 9286	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr y Md	3,81	5,48	4,73	5,67	2,01		6,09	11,55							4,68	32,72	6	11,55		1
AMNH 9565	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr y Md	3,91	8,79	5,08	4,45	3,15	4,70	5,78	12,72	5,19	5,69	6,82	6,96	12,34	13,79	5,22	35,53	7	9,07	40,82	7
YPM-PU 15189	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr			5,43												5,43		1			
YPM-PU 15357	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr		7,27	4,73												6,21	29,93	2			
YPM-PU 15363	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr	3,15	6,27	3,64									6,10			4,48	38,54	3	6,10		1
YPM-PU 15589	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr		7,27	5,52												6,57	19,35	2			
YPM-PU 15598	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr	3,34		4,30												3,80	17,77	2			
AMNH 9500	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	Cr			5,55												5,55		1			
MACN-A 3920-21	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	Cr y Md				4,84	1,90	3,15	3,68	9,97	5,54	5,61	5,97		7,15	7,43	3,41	35,96	4	6,95	24,21	6
YPM-PU 15386	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	Cr y Md	2,18	2,49	3,82	3,83	2,80	3,50	2,57	10,34	6,32	6,26		3,83			3,01	22,42	7	6,69	40,33	4
YPM-PU 15195	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	Cr			3,85												3,85		1			
YPM-PU 15650	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	Cr	2,18	5,44	2,67									4,41			3,55	51,25	3	4,41		1
AMNH 9482	<i>Protypotherium sp</i>	Subadulto	Cr y Md			2,46	4,47	1,60	2,52	1,55	10,15	7,70	7,22	8,34		5,00	5,46	2,53	46,93	5	7,31	25,98	6
MPM 3470	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Cr y Md	2,10		2,72	2,46	1,20	2,13	2,90	5,89	2,67	2,84	3,29		5,37	5,91	2,26	26,85	6	4,33	35,89	6
MPM 3959	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Cr y Md		5,59	2,82	2,57	1,90	2,54	1,13		5,95	5,80	6,65		4,42	4,89	2,84	54,97	6	5,54	16,00	5
AMNH 9534	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Cr	3,23	5,62	3,52									6,05			4,23	31,63	3	6,05		1
AMNH 9226	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Cr	3,87	8,28	4,82												5,82	41,03	3			
AMNH 9260	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Cr	3,27	6,69	2,90												4,45	48,75	3			
MPM 3530	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Md				2,74	1,99	3,18	3,50		3,54	3,90	4,96				2,86	22,93	4	4,13	17,86	3

N° Catálogo	Especies	Edad	Material	Janis (1990a)							Mendoza <i>et al.</i> (2006)							Janis (1990a)			Mendoza <i>et al.</i> (2006)		
				TSL	OCH	MFL	SLML	PSL	TJL	LMRL	1.1	2.1	2.2	2.3	5.1	3.1	3.2	Media	CV	n	Media	CV	n
MPM 3531	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	Md							4,86								4,86		1			
Hegetotheriidae																							
YPM-PU 15542	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	Cr y Md	3,99	8,53	8,95	5,67	4,53	5,20	5,21	13,69	7,49	7,86	8,84				6,05	32,34	7	9,47	30,31	4
AMNH 9159	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	Cr y Md		9,92	8,84	5,25			5,43								7,46	32,27	4			
AMNH 9156	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	Cr			9,47												9,47		1			
AMNH 9223	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	Cr			11,66												11,66		1			
MPM 3526	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	Cr	3,72	8,29	5,67												6,02	38,91	3			
YPM-PU 15298	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	Md				4,43	5,43	5,06	4,38		6,58	6,77	7,49				4,82	10,54	4	6,95	6,91	3
YPM-PU 15744	<i>Pachyrukhos moyani</i>	Adulto	Cr y Md	1,25	2,23			2,28	2,32	0,86								1,79	38,25	5			
AMNH 9219	<i>Pachyrukhos moyani</i>	Adulto	Cr y Md		1,50			1,77		0,98						2,78	2,82	1,42	28,34	3	2,80	1,01	2
AMNH 9283	<i>Pachyrukhos moyani</i>	Adulto	Cr y Md			2,50		1,18		1,14						2,47		1,59	48,17	3	2,47		1
YPM-PU 15743	<i>Pachyrukhos moyani</i>	Adulto	Cr	1,36	1,95													1,67	25,21	2			

APÉNDICE VII. Estimaciones de masa para cada espécimen discriminado por las ecuaciones seleccionadas de Janis (1990a) para todos los ungulados actuales y Mendoza *et al.* (2006). Abreviaturas: TLS – *total Skull length* (Largo Total del Cráneo); OCH – *occipital height* (Altura occipital); SLML – *second lower molar length* (Largo del segundo molar inferior); PSL *posterior Skull length* (Largo Posterior del Cráneo); TJL – *total jaw length* (Largo Total de la Mandíbula); LMRL – *lower molar row length* (Largo de la Serie Molar Inferior); MFL – *length of masseteric fossa* (Largo de la Fosa Masetérica); Cr y Md – Cráneo y mandíbula; Cr – sólo cráneo; Md – sólo mandíbula; **CV** – coeficiente de variación porcentual; **n** – número de ecuaciones sobre la que obtuvo la media.

APÉNDICE VIII – MASAS CORPORALES ECUACIONES DEL TAMAÑO DEL CENTROIDE

Regresión: Regresión por mínimos cuadrados ordinarios; Qinf: valores obtenidos por la regresión no paramétrica del cuantil inferior; Qsup: valores obtenidos por la regresión no paramétrica del cuantil superior.

Catálogo	Especie	Edad	Craneo			Mandíbula			Promedio		
			Regresión	Qinf	Qsup	Regresión	Qinf	Qsup	Regresión	Qinf	Qsup
Astrapotheria											
YPM-PU 15332	<i>Astrapotherium magnum</i>	Subadulto				421,27	219,66	873,41	421,27	219,66	873,41
YPM-PU 15142	<i>Astrapotherium magnum</i>	Senil				839,29	412,73	1.842,88	839,29	412,73	1.842,88
AMNH 9278	<i>Astrapotherium magnum</i>	Adulto	520,10	208,05	902,26	707,84	353,16	1.532,37	613,97	280,61	1.217,32
YPM-PU 15261	<i>Astrapotherium magnum</i>	Adulto	888,05	331,88	1.581,69				888,05	331,88	1.581,69
Litopterna											
Protherotheriidae											
YPM-PU 15996	<i>Anisolophus australis</i>	Adulto				13,13	9,19	20,40	13,13	9,19	20,40
AMNH 9196	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto				54,99	34,09	96,23	54,99	34,09	96,23
AMNH 9270	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	48,18	26,08	74,34				48,18	26,08	74,34
AMNH 9291	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	47,29	25,66	72,90				47,29	25,66	72,90
MACN-A 9180-82	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto				57,17	35,33	100,38	57,17	35,33	100,38
MACN-A 9200-9208	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	48,59	26,27	75,00				48,59	26,27	75,00
MPM 3397	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Adulto	45,91	25,00	70,68				45,91	25,00	70,68
MACN-A 5971	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	Adulto	27,49	15,98	41,26				27,49	15,98	41,26
MACN-A 8666	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	Adulto	26,66	15,56	39,95				26,66	15,56	39,95
MACN-A 8970-71	<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	Adulto	19,33	11,75	28,52				19,33	11,75	28,52
YPM-PU 15719	<i>Thoatherium minusculum</i>	Subadulto				15,16	10,49	23,83	15,16	10,49	23,83
YPM-PU 15236	<i>Thoatherium minusculum</i>	Juvenil				12,34	8,69	19,07	12,34	8,69	19,07
AMNH 9245	<i>Thoatherium minusculum</i>	Adulto	19,79	12,00	29,23				19,79	12,00	29,23
Macraucheniiidae											
YPM-PU 15164	<i>Theosodon garretorum</i>	Adulto				113,09	65,94	210,14	113,09	65,94	210,14
MACN-A 9269-88	<i>Theosodon lydekkeri</i>	Juvenil				92,17	54,69	168,39	92,17	54,69	168,39
Notoungulata											
Toxodontia											
MLP 84.III.9.10	<i>Adinotherium ovinum</i>	Subadulto	51,50	27,64	79,73				51,50	27,64	79,73
MPM 3666	<i>Adinotherium ovinum</i>	Subadulto	33,66	19,07	51,04				33,66	19,07	51,04
AMNH 9517	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil				23,85	15,88	38,94	23,85	15,88	38,94

Catálogo	Especie	Edad	Craneo			Mandíbula			Promedio		
			Regresión	Qinf	Qsup	Regresión	Qinf	Qsup	Regresión	Qinf	Qsup
MPM 3541	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	25,18	14,80	37,64				25,18	14,80	37,64
YPM-PU 15986	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	32,21	18,35	48,72				32,21	18,35	48,72
YPM-PU 56890	<i>Adinotherium ovinum</i>	Juvenil	43,25	23,73	66,38				43,25	23,73	66,38
AMNH 9571	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	62,28	32,63	97,33				62,28	32,63	97,33
MACN-A 923	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	74,16	38,00	116,89				74,16	38,00	116,89
MACN-A 926	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	68,17	35,31	107,00				68,17	35,31	107,00
MPM 3532	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	56,35	29,90	87,63				56,35	29,90	87,63
YPM-PU 15118	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	54,23	28,92	84,17				54,23	28,92	84,17
YPM-PU 15382	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	60,08	31,62	93,72				60,08	31,62	93,72
YPM-PU 15983	<i>Adinotherium ovinum</i>	Adulto	65,19	33,96	102,10				65,19	33,96	102,10
AMNH 9532	<i>Adinotherium robustum</i>	Adulto	86,63	43,52	137,59				86,63	43,52	137,59
MPM 3476	<i>Adinotherium robustum</i>	Adulto	77,49	39,49	122,40				77,49	39,49	122,40
AMNH 9276	<i>Adinotherium sp</i>	Juvenil	13,50	8,59	19,56				13,50	8,59	19,56
AMNH 9141	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto				98,86	58,31	181,67	98,86	58,31	181,67
MACN-A 5346	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	91,22	45,53	145,25				91,22	45,53	145,25
MACN-SC 4355	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	67,94	35,20	106,62				67,94	35,20	106,62
MLP 12_5	<i>Adinotherium sp</i>	Adulto	64,05	33,44	100,22				64,05	33,44	100,22
YPM-PU 15001	<i>Nesodon imbricatus</i>	Juvenil	57,04	30,22	88,76				57,04	30,22	88,76
YPM-PU 15135	<i>Nesodon imbricatus</i>	Juvenil	233,34	103,35	389,13				233,34	103,35	389,13
YPM-PU 15354	<i>Nesodon imbricatus</i>	Juvenil	42,25	23,25	64,77				42,25	23,25	64,77
AMNH 9192	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto				572,27	290,73	1.217,13	572,27	290,73	1.217,13
MACN-A 5145	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto				418,43	218,30	867,03	418,43	218,30	867,03
MLP 12-250	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto				517,09	264,97	1.090,52	517,09	264,97	1.090,52
YPM-PU 15000	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	308,93	132,04	522,35				308,93	132,04	522,35
YPM-PU 15252	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	288,84	124,51	486,77				288,84	124,51	486,77
YPM-PU 15256	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto	362,98	151,99	618,64	414,49	216,42	858,19	388,73	184,21	738,41
YPM-PU 15260	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto				402,51	210,69	831,36	402,51	210,69	831,36
YPM-PU 15336	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto				372,75	196,39	764,98	372,75	196,39	764,98
YPM-PU 15492	<i>Nesodon imbricatus</i>	Adulto				310,14	165,98	626,82	310,14	165,98	626,82
AMNH 9510	<i>Nesodon sp</i>	Adulto				285,84	154,04	573,78	285,84	154,04	573,78
Typotheria											
Interatheriidae											
YPM-PU 15043	<i>Interatherium excavatum</i>	Adulto	1,40	1,19	1,82				1,40	1,19	1,82

Catálogo	Especie	Edad	Craneo			Mandíbula			Promedio		
			Regresión	Qinf	Qsup	Regresión	Qinf	Qsup	Regresión	Qinf	Qsup
AMNH 9299	<i>Interatherium extensum</i>	Adulto	1,33	1,14	1,72				1,33	1,14	1,72
MPM 3469	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	1,47	1,24	1,91	1,52	1,28	1,97	1,49	1,26	1,94
MPM 3471	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	1,54	1,29	2,01	1,49	1,26	1,94	1,52	1,28	1,97
MPM 3527	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	2,24	1,79	2,97	1,80	1,49	2,37	2,02	1,64	2,67
MPM 3528	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto				2,17	1,77	2,90	2,17	1,77	2,90
YPM-PU 15100	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto				1,66	1,38	2,17	1,66	1,38	2,17
YPM-PU 15296	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto				1,08	0,93	1,36	1,08	0,93	1,36
YPM-PU 15300	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	1,47	1,24	1,91				1,47	1,24	1,91
YPM-PU 15401	<i>Interatherium robustum</i>	Adulto	2,31	1,84	3,07				2,31	1,84	3,07
AMNH 9483	<i>Interatherium sp</i>	Adulto				0,95	0,83	1,18	0,95	0,83	1,18
YPM-PU -1502	<i>Interatherium sp</i>	Adulto	1,88	1,53	2,47				1,88	1,53	2,47
YPM-PU 15554	<i>Interatherium sp</i>	Adulto				1,47	1,24	1,90	1,47	1,24	1,90
MACN-A 3991	<i>Protypotherium attenuatum</i>	Adulto				1,84	1,52	2,43	1,84	1,52	2,43
YPM-PU 15665	<i>Protypotherium attenuatum</i>	Adulto	1,93	1,57	2,54				1,93	1,57	2,54
AMNH 9286	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	2,99	2,30	4,02				2,99	2,30	4,02
AMNH 9565	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	3,87	2,89	5,27	3,82	2,97	5,35	3,84	2,93	5,31
MACN-A 3882	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	3,69	2,77	5,02				3,69	2,77	5,02
YPM-PU 15189	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	3,83	2,86	5,22				3,83	2,86	5,22
YPM-PU 15828	<i>Protypotherium australe</i>	Adulto	3,77	2,82	5,13				3,77	2,82	5,13
YPM-PU 15195	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	2,40	1,90	3,19				2,40	1,90	3,19
YPM-PU 15386	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	2,47	1,95	3,29				2,47	1,95	3,29
YPM-PU 15650	<i>Protypotherium praerutilum</i>	Adulto	2,27	1,81	3,01				2,27	1,81	3,01
AMNH 9482	<i>Protypotherium sp</i>	Subadulto				1,96	1,61	2,60	1,96	1,61	2,60
AMNH 9226	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	3,54	2,67	4,80				3,54	2,67	4,80
AMNH 9260	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	3,12	2,39	4,21				3,12	2,39	4,21
AMNH 9534	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto	3,23	2,47	4,37				3,23	2,47	4,37
MPM 3470	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto				1,58	1,33	2,06	1,58	1,33	2,06
MPM 3659	<i>Protypotherium sp</i>	Adulto				1,81	1,50	2,39	1,81	1,50	2,39
Hegetotheriidae											
AMNH 9156	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	5,11	3,68	7,05				5,11	3,68	7,05
MPM 3526	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	3,86	2,88	5,27				3,86	2,88	5,27
YPM-PU 15542	<i>Hegetotherium mirabile</i>	Adulto	5,03	3,63	6,94				5,03	3,63	6,94
AMNH 9283	<i>Pachyrukhos moyani</i>	Adulto	1,56	1,31	2,04				1,56	1,31	2,04

APÉNDICE IX – BRAZOS DE PALANCA DE ENTRADA Y SALIDA

Catálogo	Especie	<i>M. masseter</i>	<i>M. Temporalis</i>	<i>Infradentale</i>	Primer premolar	premolar-molar	último molar
Astrapotheria							
AMNH 9278	<i>Astrapotherium magnum</i>	99,453	96,158	472,170	281,566	257,320	118,385
YPM-PU 15332	<i>Astrapotherium magnum</i>	77,621	72,442	392,475	222,583	191,992	109,103
Litopterna							
Proterotheriidae							
AMNH 9291	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	35,420	36,312	195,428	171,781	110,132	58,672
MACN-A 9180-82	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	40,972	31,487	186,482	165,914	106,072	50,477
MACN-A 9200-9208	<i>Diadiaphorus majusculus</i> (TIPO)	42,933	45,370	188,543	169,556	106,432	50,240
MPM 3397	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	33,452	37,031	178,846	160,036	103,206	61,491
MACN-A 8970-71	<i>Tetramerorhinus mixtum</i> (TIPO <i>Proterotherium mixtum</i>)	34,772	31,210	150,901	128,956	83,915	47,412
Macraucheniidae							
MACN-A 2487-90	<i>Theosodon lydekkeri</i> (TIPO)	42,863	46,560	244,868	204,544	132,221	65,126
MACN-A 9269-88	<i>Theosodon lydekkeri</i>	38,830	34,808	225,135	191,339	117,697	50,797
Notoungulata							
Toxodontia							
MACN-A 5352-53	<i>Adinotherium ovinum</i> (TIPO <i>A. ferum</i>)	42,948	58,110	202,009	165,795	120,073	62,324
MPM 3666	<i>Adinotherium ovinum</i>	42,068	58,322	167,191	132,218	93,397	61,344
MACN-SC 4355	<i>Adinotherium sp</i>	50,110	47,771	190,632	161,242	119,072	67,502
YPM-PU 15492	<i>Nesodon imbricatus</i>	84,240	79,054	324,032	283,148	229,558	125,181
YPM-PU 15000	<i>Nesodon imbricatus</i>	89,886	125,522	384,195	330,876	271,512	144,956
YPM-PU 15256	<i>Nesodon imbricatus</i>	83,277	88,982	352,713	302,631	236,294	115,448
YPM-PU 15336	<i>Nesodon imbricatus</i>	103,030	100,510	332,708	275,086	210,774	108,309

Catálogo	Especie	<i>M. masseter</i>	<i>M. Temporalis</i>	<i>Infradentale</i>	Primer premolar	premolar-molar	último molar
Typotheria							
Interatheriidae							
AMNH 9482	<i>Protypotherium sp</i>	14,373	15,016	66,238	55,144	36,810	21,734
AMNH 9565	<i>Protypotherium australe</i>	16,717	20,633	79,926	66,630	49,291	27,437
YPM-PU 15828	<i>Protypotherium australe</i>	18,366	24,816	80,758	64,508	50,557	26,311
YPM-PU 15296	<i>Interatherium robustum</i>	8,408	15,166	50,599	36,666	24,845	16,444
YPM-PU 15401	<i>Interatherium robustum</i>	12,628	18,169	60,463	45,859	35,000	22,189
MPM 3471	<i>Interatherium robustum</i>	15,411	15,379	61,096	45,459	33,706	20,344
MPM 3469	<i>Interatherium robustum</i>	14,513	15,524	58,840	45,265	33,952	19,779
MPM 3527	<i>Interatherium robustum</i>	14,923	16,314	64,565	48,944	37,249	21,870
Hegetotheriidae							
AMNH 9283	<i>Pachyrukhos moyani</i>	16,118	8,242	60,621	46,070	35,357	20,609
Carnivora							
MLP 564	<i>Crysosyon brachyurus</i>	30,306	39,422	167,829	142,434	93,890	57,852
MLP 1311	<i>Puma concolor</i>	44,975	39,043	143,722	113,050	84,941	66,988
Artiodactyla							
MLP 1364	<i>Hippocamelus bisulcus</i>	49,589	28,375	235,428	149,857	112,905	57,800
MLP 1622	<i>Camelus dromedarius</i>	70,995	76,494	388,049	306,903	220,152	104,980
MLP 1367	<i>Lama guanicoe</i>	65,219	42,028	232,593	147,380	135,523	65,713
MLP 20.III.02.5	<i>Sus scrofa</i>	50,148	37,943	265,831	211,071	147,853	82,778
Perissodactyla							
MLP 1547	<i>Equus caballus</i>	125,506	65,746	439,348	323,717	230,192	141,626
MLP 1681	<i>Tapirus terrestris</i>	75,864	61,265	267,911	182,424	127,410	64,363

APÉNDICE X – RELACION ENTRE LOS BRAZOS DE PALANCA DE ENTRADA Y SALIDA

Valores para cada espécimen, de cada uno de los músculos por separado y actuando ambos a la vez.

Catálogo	Especie	M. masseter				M. temporalis				Suma			
		Infrade ntale	Primer premolar	premolar- molar	último molar	Infrade ntale	Primer premolar	premolar- molar	último molar	Infrade ntale	Primer premolar	premolar- molar	último molar
Astrapotheria													
AMNH 9278	<i>Astrapotherium magnum</i>	0,211	0,353	0,386	0,840	0,204	0,342	0,374	0,812	0,414	0,695	0,760	1,652
YPM-PU 15332	<i>Astrapotherium magnum</i>	0,198	0,349	0,404	0,711	0,185	0,325	0,377	0,664	0,382	0,674	0,782	1,375
Litopterna													
Proterotheriidae													
AMNH 9291	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	0,181	0,206	0,322	0,604	0,186	0,211	0,330	0,619	0,367	0,418	0,651	1,223
MACN-A 9180-82	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	0,220	0,247	0,386	0,812	0,169	0,190	0,297	0,624	0,389	0,437	0,683	1,435
MACN-A 9200-9208	<i>Diadiaphorus majusculus</i> (TIPO)	0,228	0,253	0,403	0,855	0,241	0,268	0,426	0,903	0,468	0,521	0,830	1,758
MPM 3397	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	0,187	0,209	0,324	0,544	0,207	0,231	0,359	0,602	0,394	0,440	0,683	1,146
MACN-A 8970-71	<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	0,230	0,270	0,414	0,733	0,207	0,242	0,372	0,658	0,437	0,512	0,786	1,392
Macraucheniiidae													
MACN-A 2487-90	<i>Theosodon lydekkeri</i> (TIPO)	0,175	0,210	0,324	0,658	0,190	0,228	0,352	0,715	0,365	0,437	0,676	1,373
MACN-A 9269-88	<i>Theosodon lydekkeri</i>	0,172	0,203	0,330	0,764	0,155	0,182	0,296	0,685	0,327	0,385	0,626	1,450
Notoungulata													
Toxodontia													
MACN-A 5352-53	<i>Adinotherium ovinum</i> (TIPO A. ferum)	0,213	0,259	0,358	0,689	0,288	0,350	0,484	0,932	0,500	0,610	0,842	1,622
MPM 3666	<i>Adinotherium ovinum</i>	0,252	0,318	0,450	0,686	0,349	0,441	0,624	0,951	0,600	0,759	1,075	1,637
MACN-SC 4355	<i>Adinotherium</i> sp	0,263	0,311	0,421	0,742	0,251	0,296	0,401	0,708	0,513	0,607	0,822	1,450
YPM-PU 15492	<i>Nesodon imbricatus</i>	0,260	0,298	0,367	0,673	0,244	0,279	0,344	0,632	0,504	0,577	0,711	1,304
YPM-PU 15000	<i>Nesodon imbricatus</i>	0,234	0,272	0,331	0,620	0,327	0,379	0,462	0,866	0,561	0,651	0,793	1,486
YPM-PU 15256	<i>Nesodon imbricatus</i>	0,236	0,275	0,352	0,721	0,252	0,294	0,377	0,771	0,488	0,569	0,729	1,492
YPM-PU 15336	<i>Nesodon imbricatus</i>	0,310	0,375	0,489	0,951	0,302	0,365	0,477	0,928	0,612	0,740	0,966	1,879
Typotheria													

Catálogo	Especie	<i>M. masseter</i>				<i>M. temporalis</i>				Suma			
		<i>Infrade ntale</i>	Primer premolar	premolar- molar	último molar	<i>Infrade ntale</i>	Primer premolar	premolar- molar	último molar	<i>Infrade ntale</i>	Primer premolar	premolar- molar	último molar
Interatheriidae													
AMNH 9482	<i>Protypotherium sp</i>	0,217	0,261	0,390	0,661	0,227	0,272	0,408	0,691	0,444	0,533	0,798	1,352
AMNH 9565	<i>Protypotherium australe</i>	0,209	0,251	0,339	0,609	0,258	0,310	0,419	0,752	0,467	0,561	0,758	1,361
YPM-PU 15828	<i>Protypotherium australe</i>	0,227	0,285	0,363	0,698	0,307	0,385	0,491	0,943	0,535	0,669	0,854	1,641
YPM-PU 15296	<i>Interatherium robustum</i>	0,166	0,229	0,338	0,511	0,300	0,414	0,610	0,922	0,466	0,643	0,949	1,434
YPM-PU 15401	<i>Interatherium robustum</i>	0,209	0,275	0,361	0,569	0,301	0,396	0,519	0,819	0,509	0,672	0,880	1,388
MPM 3471	<i>Interatherium robustum</i>	0,252	0,339	0,457	0,757	0,252	0,338	0,456	0,756	0,504	0,677	0,914	1,513
MPM 3469	<i>Interatherium robustum</i>	0,247	0,321	0,427	0,734	0,264	0,343	0,457	0,785	0,510	0,664	0,885	1,519
MPM 3527	<i>Interatherium robustum</i>	0,231	0,305	0,401	0,682	0,253	0,333	0,438	0,746	0,484	0,638	0,839	1,428
Hegetotheriidae													
AMNH 9283	<i>Pachyrukhos moyani</i>	0,266	0,350	0,456	0,782	0,136	0,179	0,233	0,400	0,402	0,529	0,689	1,182
Carnivora													
MLP 564	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0,181	0,213	0,323	0,524	0,235	0,277	0,420	0,681	0,415	0,490	0,743	1,205
MLP 1311	<i>Puma concolor</i>	0,313	0,398	0,529	0,671	0,272	0,345	0,460	0,583	0,585	0,743	0,989	1,254
Artiodactyla													
MLP 1364	<i>Hippocamelus bisulcus</i>	0,211	0,331	0,439	0,858	0,121	0,189	0,251	0,491	0,331	0,520	0,691	1,349
MLP 1622	<i>Camelus dromedarius</i>	0,183	0,231	0,322	0,676	0,197	0,249	0,347	0,729	0,380	0,481	0,670	1,405
MLP 1367	<i>Lama guanicoe</i>	0,280	0,443	0,481	0,992	0,181	0,285	0,310	0,640	0,461	0,728	0,791	1,632
MLP 20.III.02.5	<i>Sus scrofa</i>	0,189	0,238	0,339	0,606	0,143	0,180	0,257	0,458	0,331	0,417	0,596	1,064
Perissodactyla													
MLP 1547	<i>Equus caballus</i>	0,286	0,388	0,545	0,886	0,150	0,203	0,286	0,464	0,435	0,591	0,831	1,350
MLP 1681	<i>Tapirus terrestris</i>	0,283	0,416	0,595	1,179	0,229	0,336	0,481	0,952	0,512	0,752	1,076	2,131

APÉNDICE XI – UNGULADOS SANTACRUCENSES (OSA)

Especímenes santacrucenses utilizados en los análisis de OSA versus la masa corporal en la sección de Área oclusal dentaria.

Nº Catálogo	Especies	Masa (kg.)	OSA (mm ²)
Astrapotheria			
AMNH 9278	<i>Astrapotherium magnum</i>	767,933	3033,988
YPM-PU 15261	<i>Astrapotherium magnum</i>	806,872	4448,848
Litopterna			
Macraucheniidae			
YPM-PU 15164	<i>Theosodon garretorum</i> (HOLOTIPO)	143,054	1167,804
AMNH 9230	<i>Theosodon gracilis</i>	105,860	1887,998
MACN-A 2487-90	<i>Theosodon lydekkeri</i> (TIPO)	130,926	1530,726
Protheroitheriidae			
YPM-PU 15368	<i>Anisolophus australis</i>	41,910	614,240
Macn-A 9137-38	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	74,427	1180,394
MACN-A 9180-82	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	70,271	1240,816
AMNH 9270	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	49,873	849,072
YPM-PU 15799	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	105,815	1511,664
MACN-A 5971	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i> (TIPO T. fortis)	29,016	697,337
YPM-PU 15240	<i>Thoatherium minusculum</i>	17,877	574,748
YPM-PU 15724	<i>Thoatherium minusculum</i>	14,742	537,921
AMNH 9245	<i>Thoatherium minusculum</i>	27,532	904,680
Notoungulata			
Toxodontia			
Toxodontidae (Nesodontinae)			
MACN-A 5352-53	<i>Adinotherium ovium</i> (TIPO A. ferum)	114,337	935,872
MPM 3668	<i>Adinotherium ovium</i>	93,009	900,827
YPM-PU 15118	<i>Adinotherium ovium</i>	70,007	958,029
MPM 3532	<i>Adinotherium ovium</i>	78,936	949,872
YPM-PU 15000	<i>Nesodon imbricatus</i>	516,201	3872,754
YPM-PU 15215	<i>Nesodon imbricatus</i>	548,730	4099,652
YPM-PU 15256	<i>Nesodon imbricatus</i>	608,428	4732,079
YPM-PU 15141	<i>Nesodon imbricatus</i>	323,944	4261,616
MPM 3659	<i>Nesodon imbricatus</i>	738,637	3681,628
Typotheria			

N° Catálogo	Especies	Masa (kg.)	OSA (mm ²)
Interatheriidae			
AMNH 9154	<i>Interatherium robustum</i>	2,120	45,093
AMNH 9284	<i>Interatherium robustum</i>	1,966	48,588
MPM 3471	<i>Interatherium robustum</i>	2,022	62,828
MPM 3469	<i>Interatherium robustum</i>	1,920	61,801
YPM-PU 15293	<i>Interatherium robustum</i>	2,413	49,149
AMNH 9187	<i>Protypotherium attenuatum</i>	2,459	69,726
YPM-PU 15665	<i>Protypotherium attenuatum</i>	3,134	75,459
YPM-PU 15828	<i>Protypotherium australe</i>	6,628	204,807
AMNH 9286	<i>Protypotherium australe</i>	6,408	104,969
AMNH 9565	<i>Protypotherium australe</i>	5,496	122,125
MACN-A 3920-21	<i>Protypotherium praerutilum</i>	5,180	104,642
YPM-PU 15386	<i>Protypotherium praerutilum</i>	4,056	78,395
Hegetotheriidae			
YPM-PU 15542	<i>Hegetotherium mirabile</i>	6,850	136,965
AMNH 9223	<i>Hegetotherium mirabile</i>	11,660	125,892
MPM 3526	<i>Hegetotherium mirabile</i>	4,943	97,539
YPM-PU 15743	<i>Pachyrukhos moyani</i>	1,670	38,550

LÁMINAS

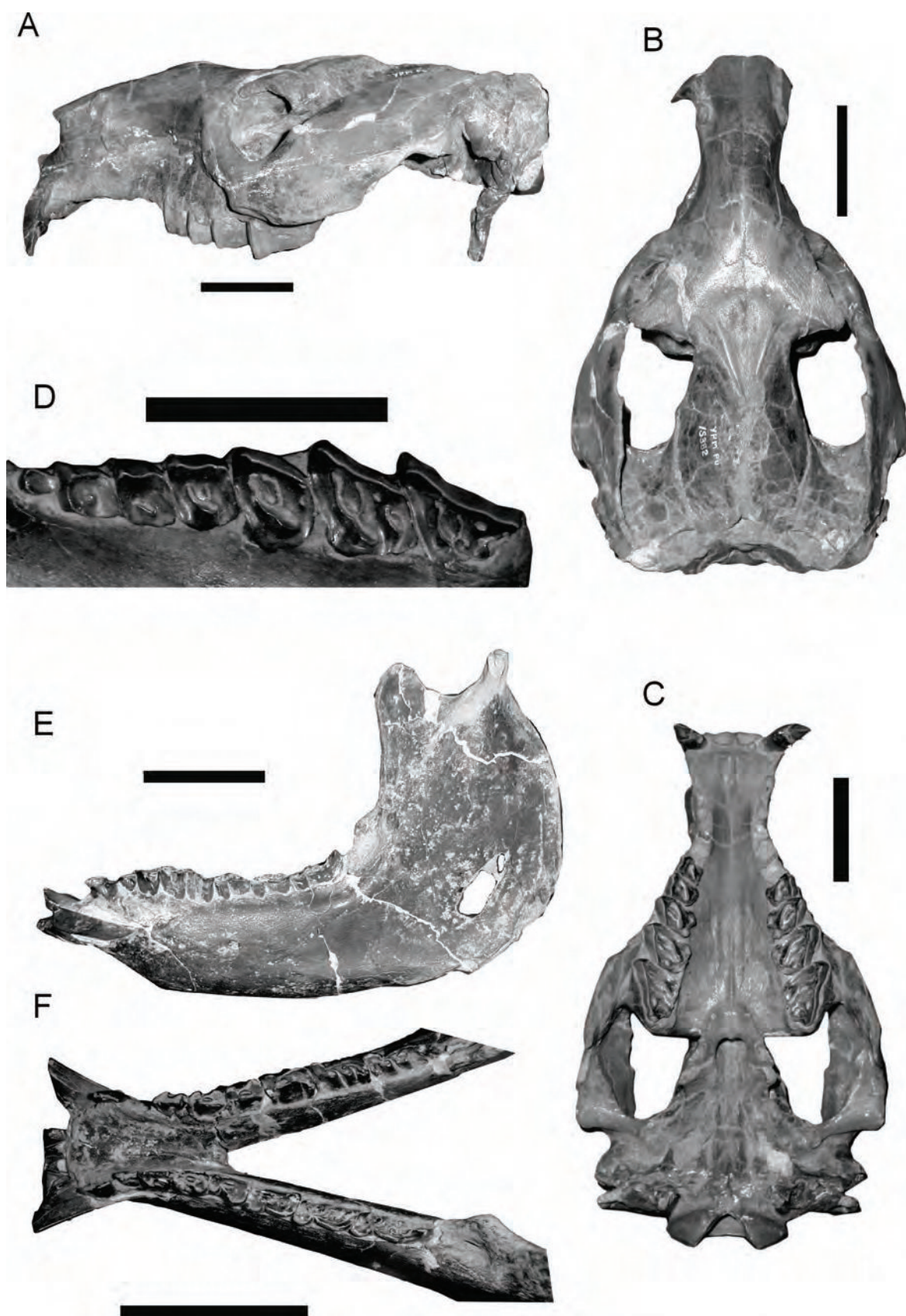


Lámina IV.1. *Adinotherium*. Vistas de cráneo (YPM-PU 15382): **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales (AMNH 9532). Vistas de mandíbula (YPM-PU 15003): **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 5 centímetros.

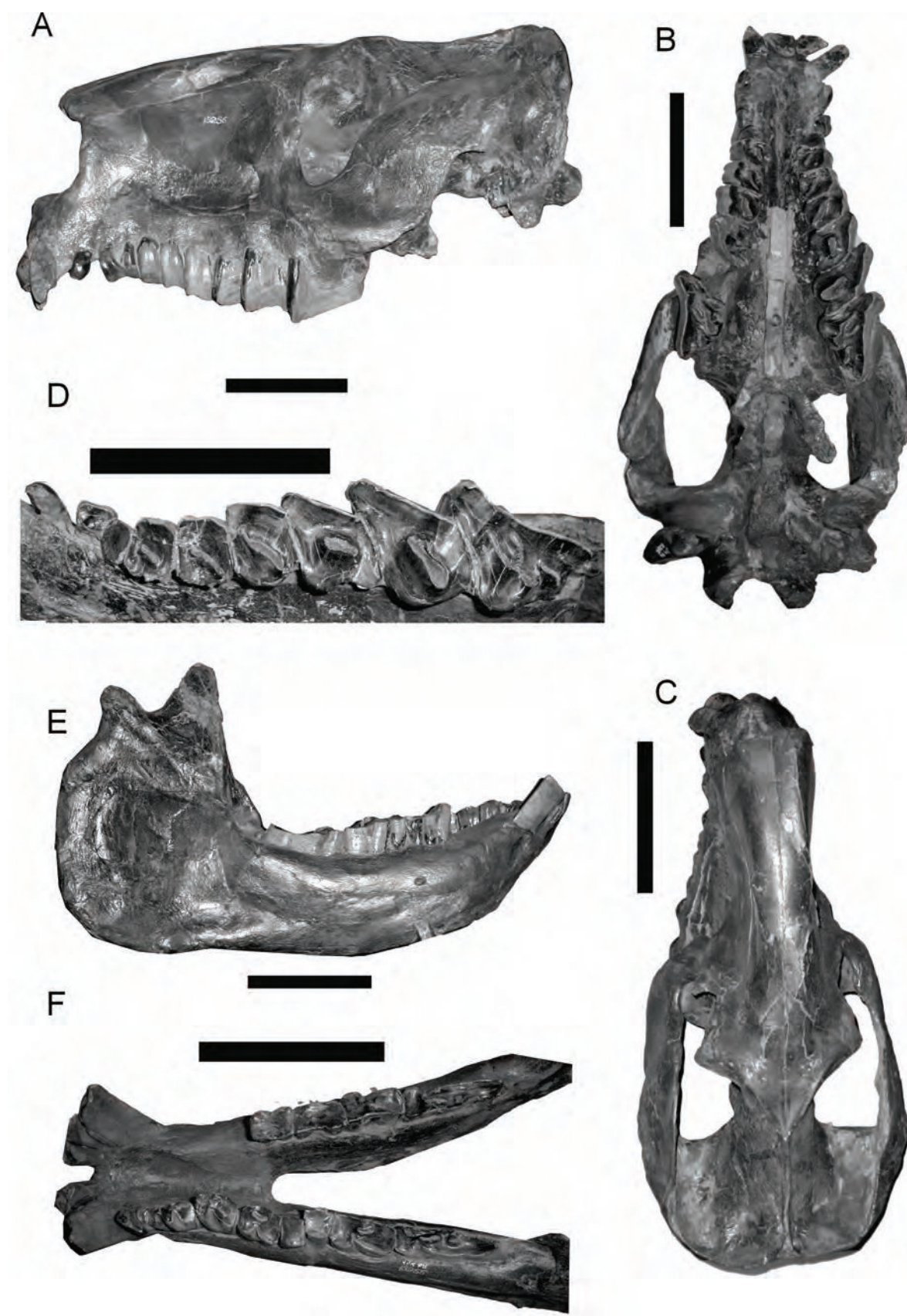


Lámina IV.2. *Nesodon* YPM-PU 15256. Vistas de cráneo: **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 10 centímetros.

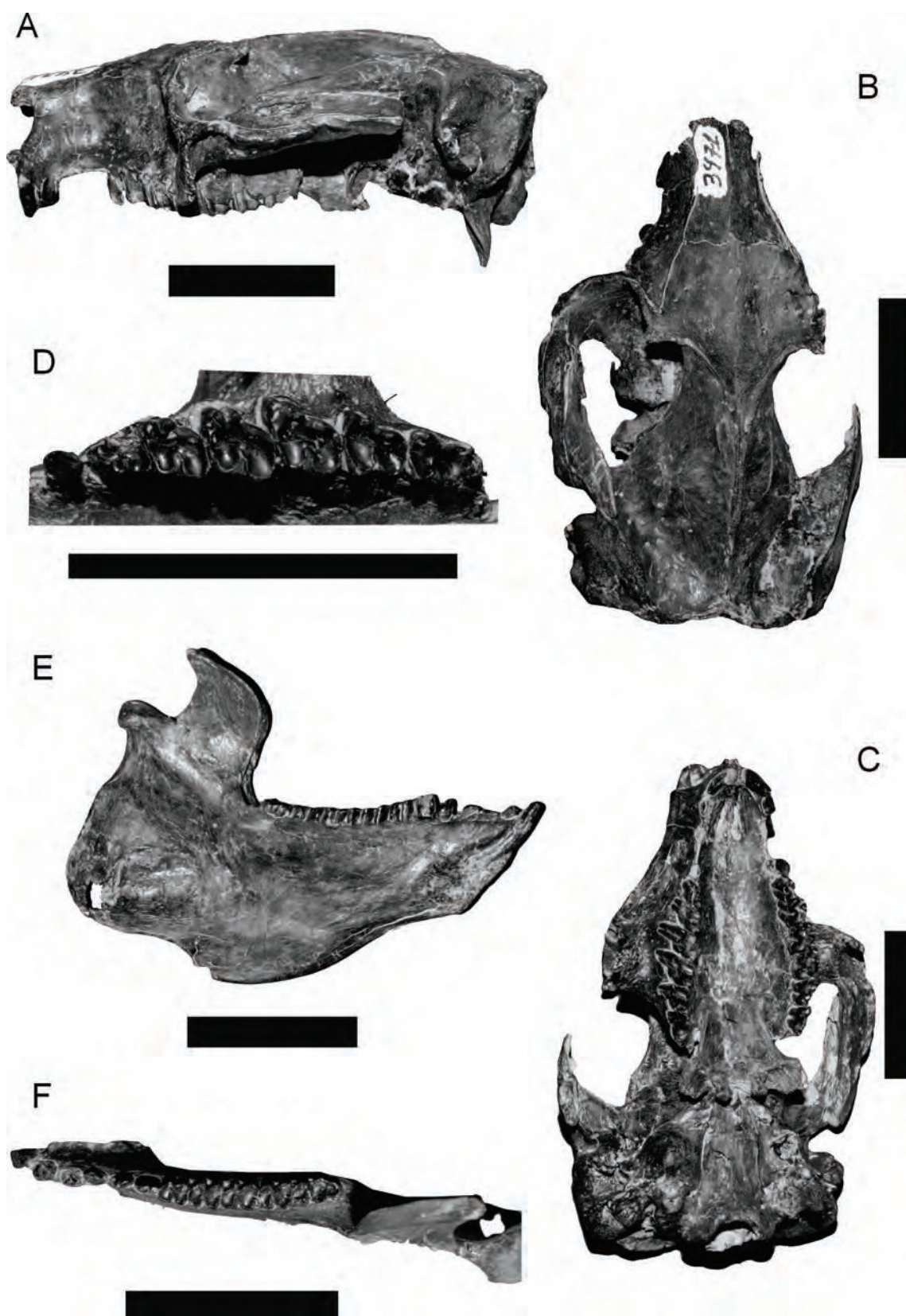


Lámina IV.3. *Interatherium* MPM-PV 34712. Vistas de cráneo: **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 2,5 centímetros.

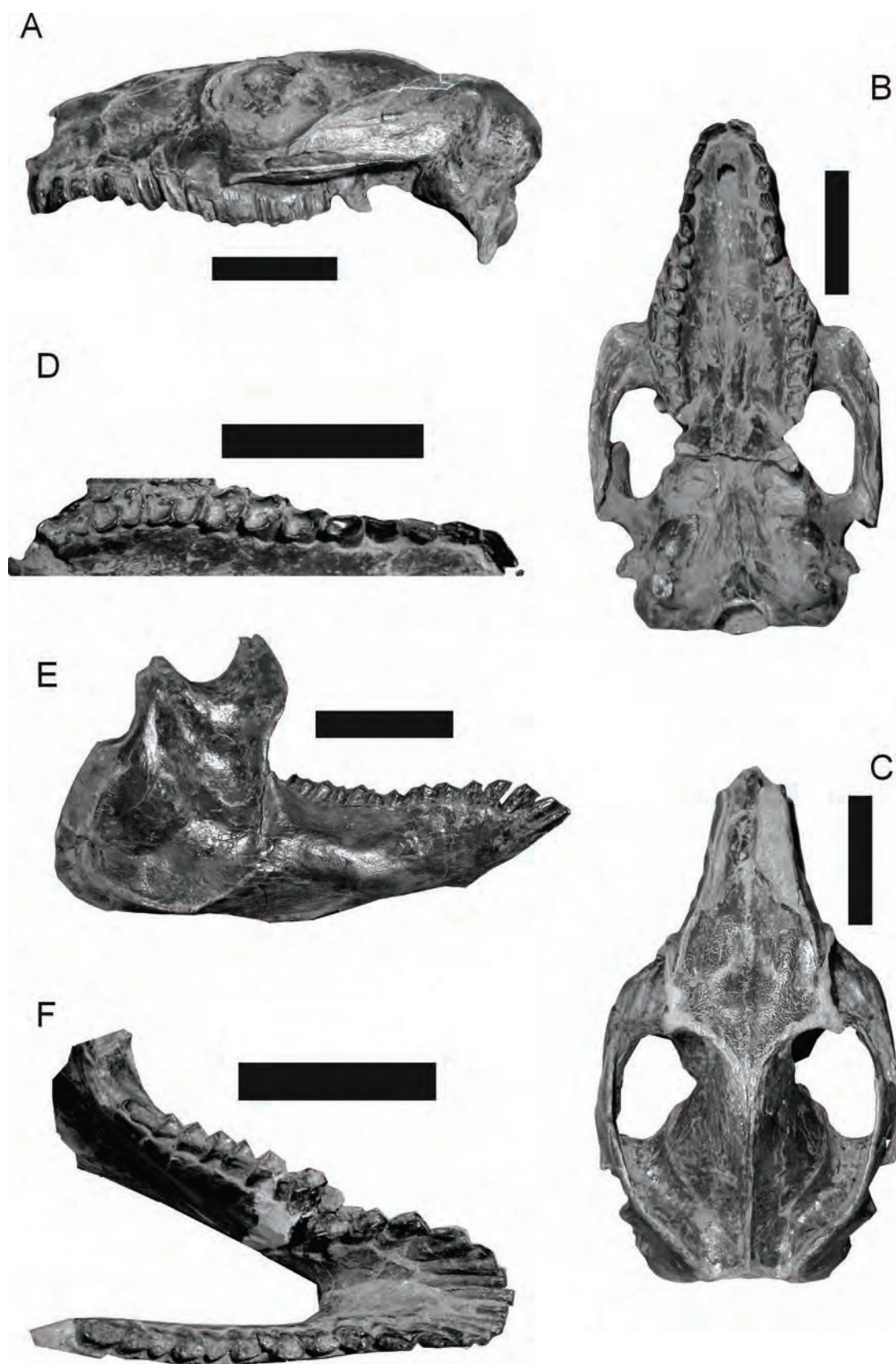


Lámina IV.4. *Protypotherium* AMNH 9565. Vistas de cráneo: **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 2,5 centímetros.

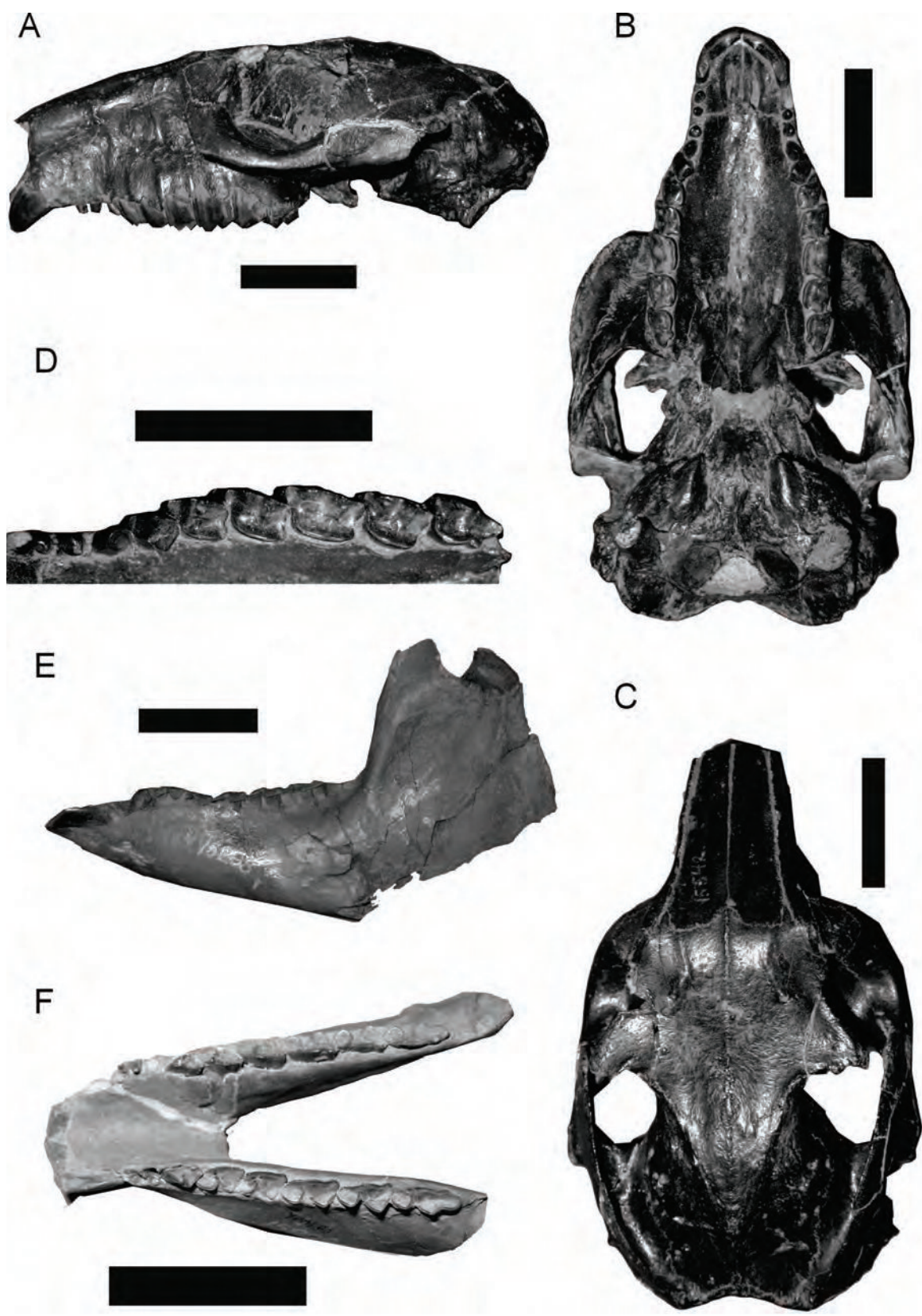


Lámina IV.5. *Hegetotherium*. Vistas de cráneo (YPM-PU 15542): **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula (YPM-PU 15298): **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 2,5 centímetros.

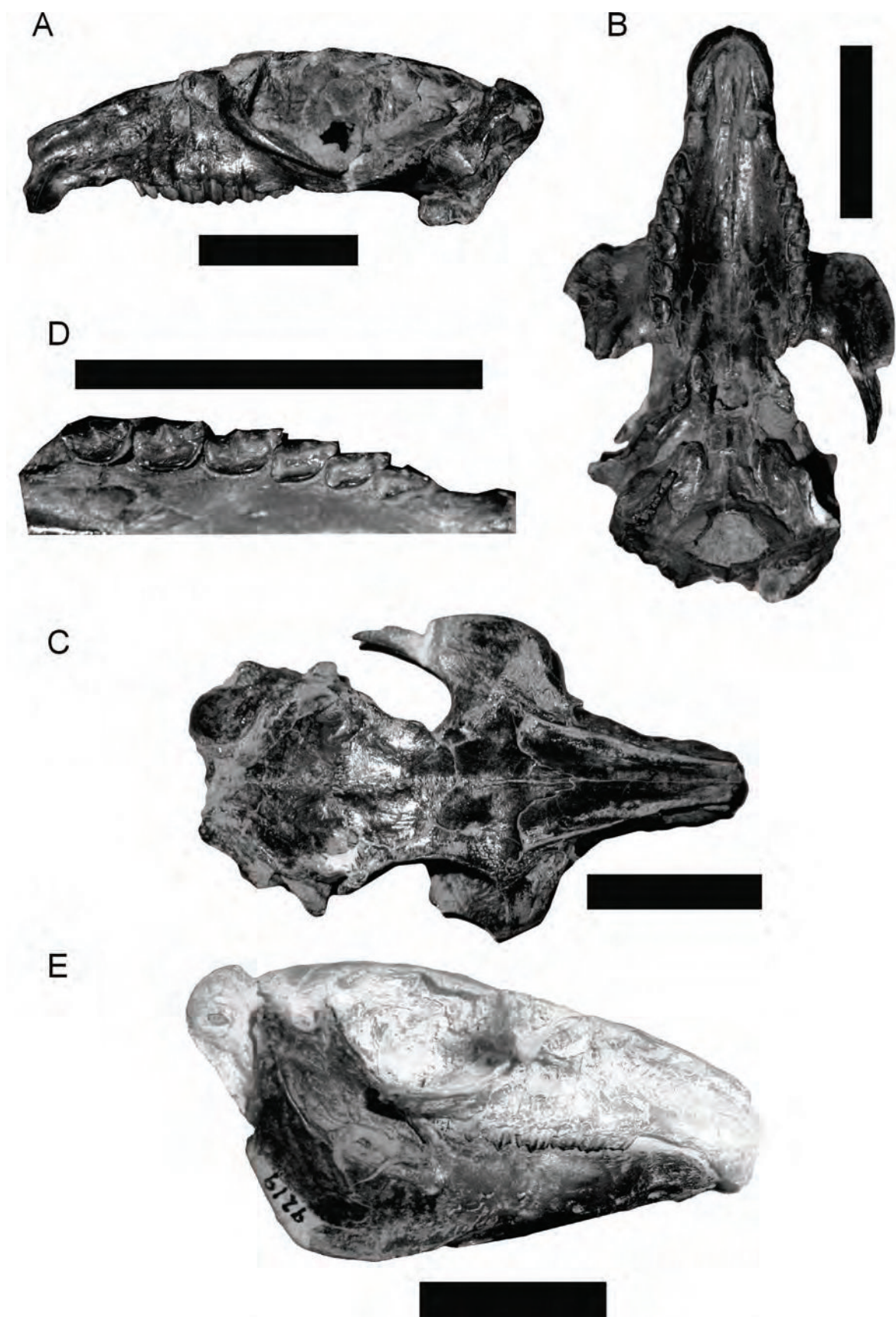


Lámina IV.6. *Pachyrukhos*. Vistas de cráneo (YPM-PU 15743): **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vista de mandíbula (AMNH 9219): **E.** lateral. Escala 2,5 centímetros.

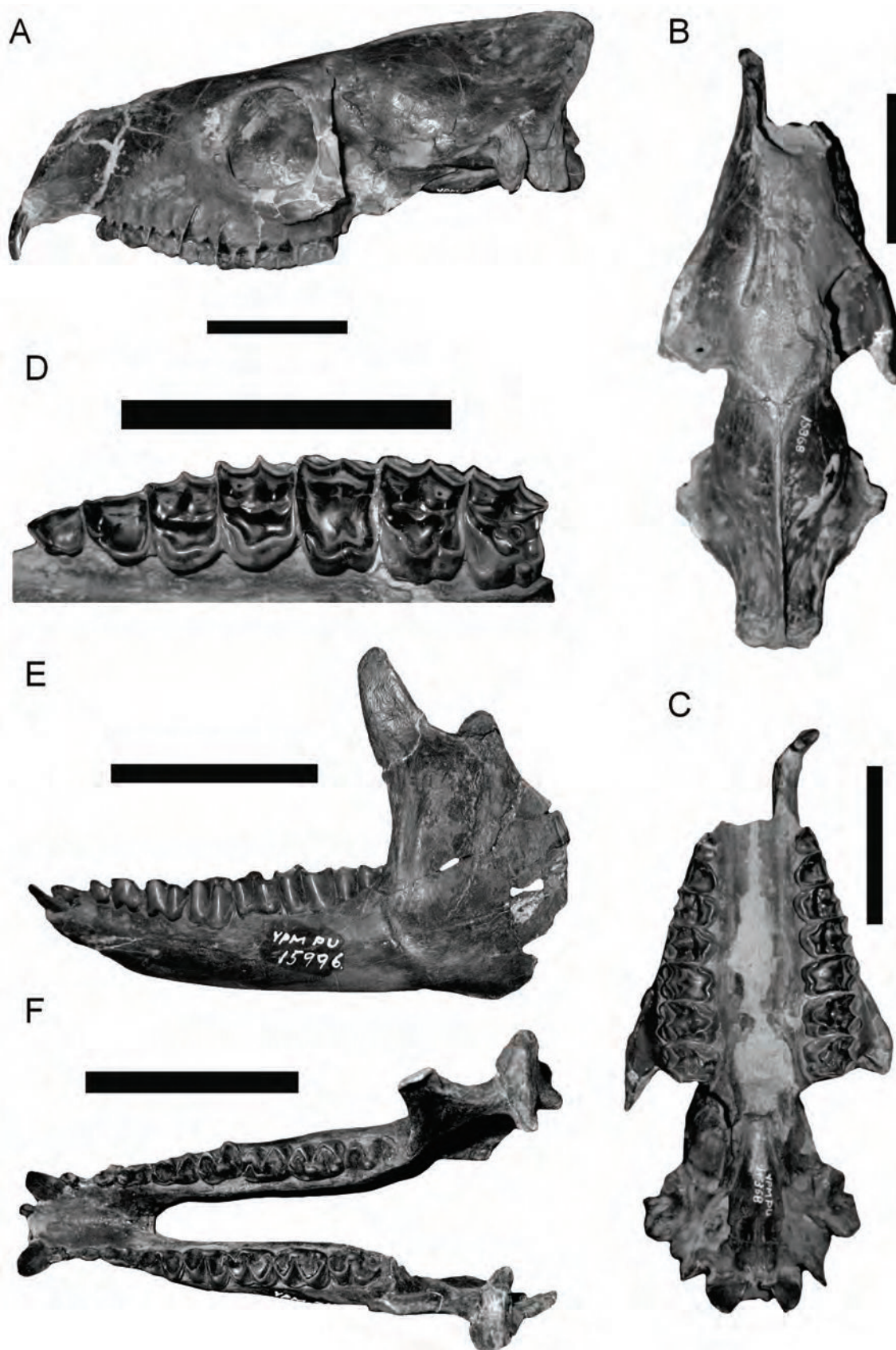


Lámina IV.7. *Anisolophus*. Vistas de cráneo (YPM-PU 15368): **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula (YPM-PU 15996): **E.** lateral. **F.** oclusal. Escala 5 centímetros.

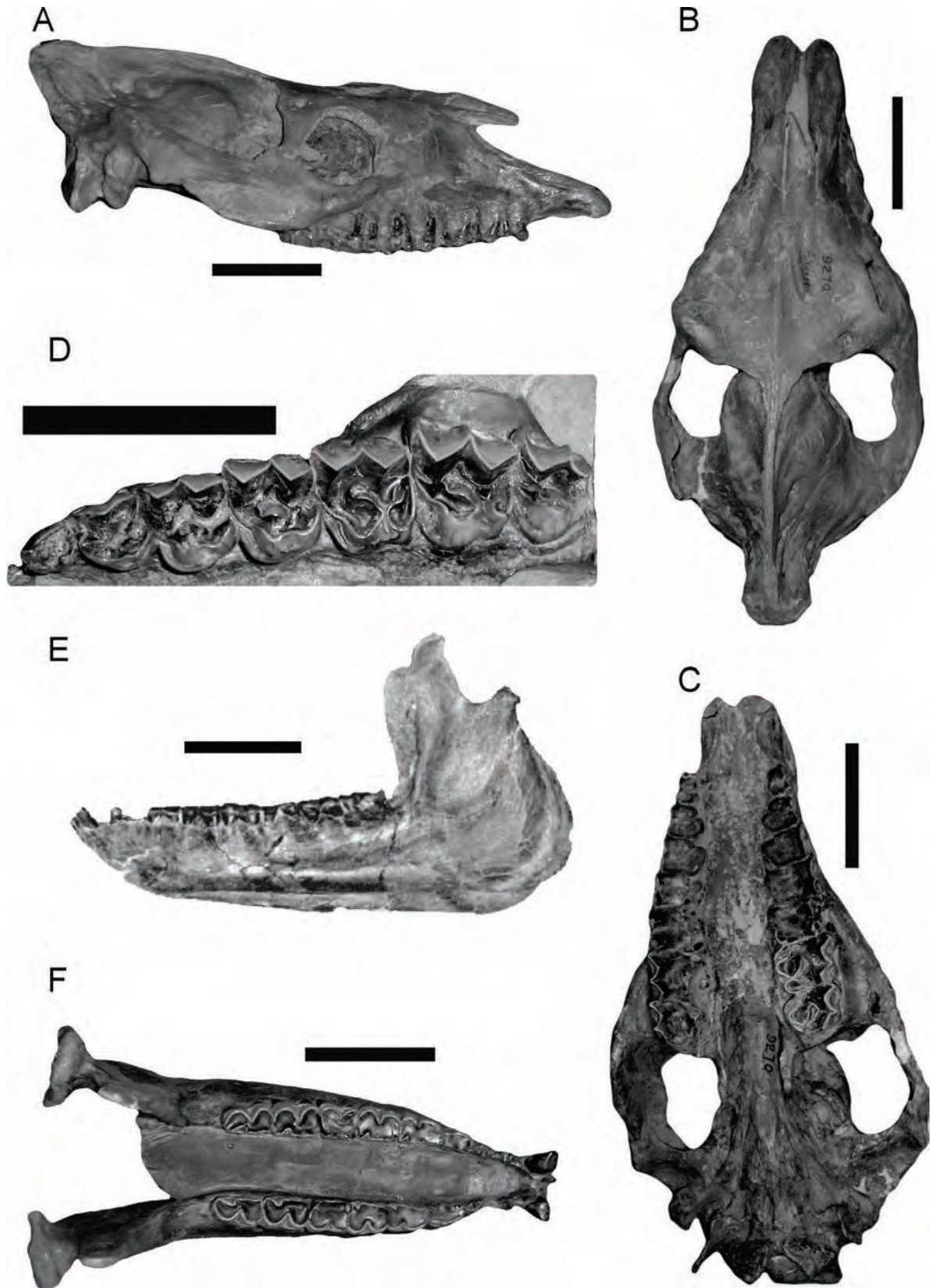


Lámina IV.8. *Diadiaphorus*. Vistas de cráneo (AMNH 9270): **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales (MACN-A 9200-9208). Vistas de mandíbula: **E.** lateral (MPM-PV 3397). **F.** oclusal (AMNH 9196). Escala 5 centímetros.

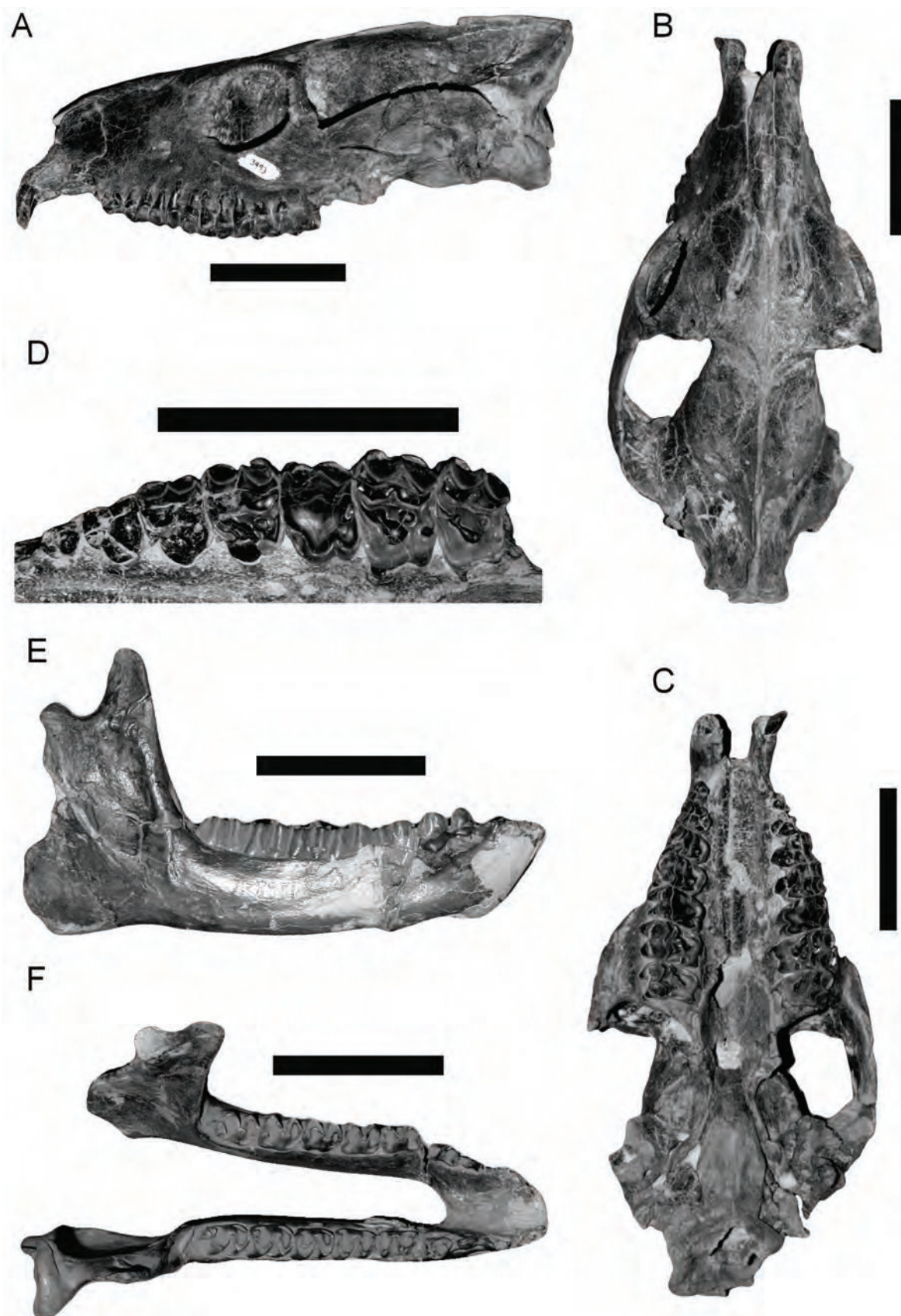


Lámina IV.9. *Tetramerorhinus*. Vistas de cráneo (MPM-PV 3493): **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales (MACN-A 8970-98). Vistas de mandíbula: **E.** latera; **F.** oclusal. Escala 5 centímetros.

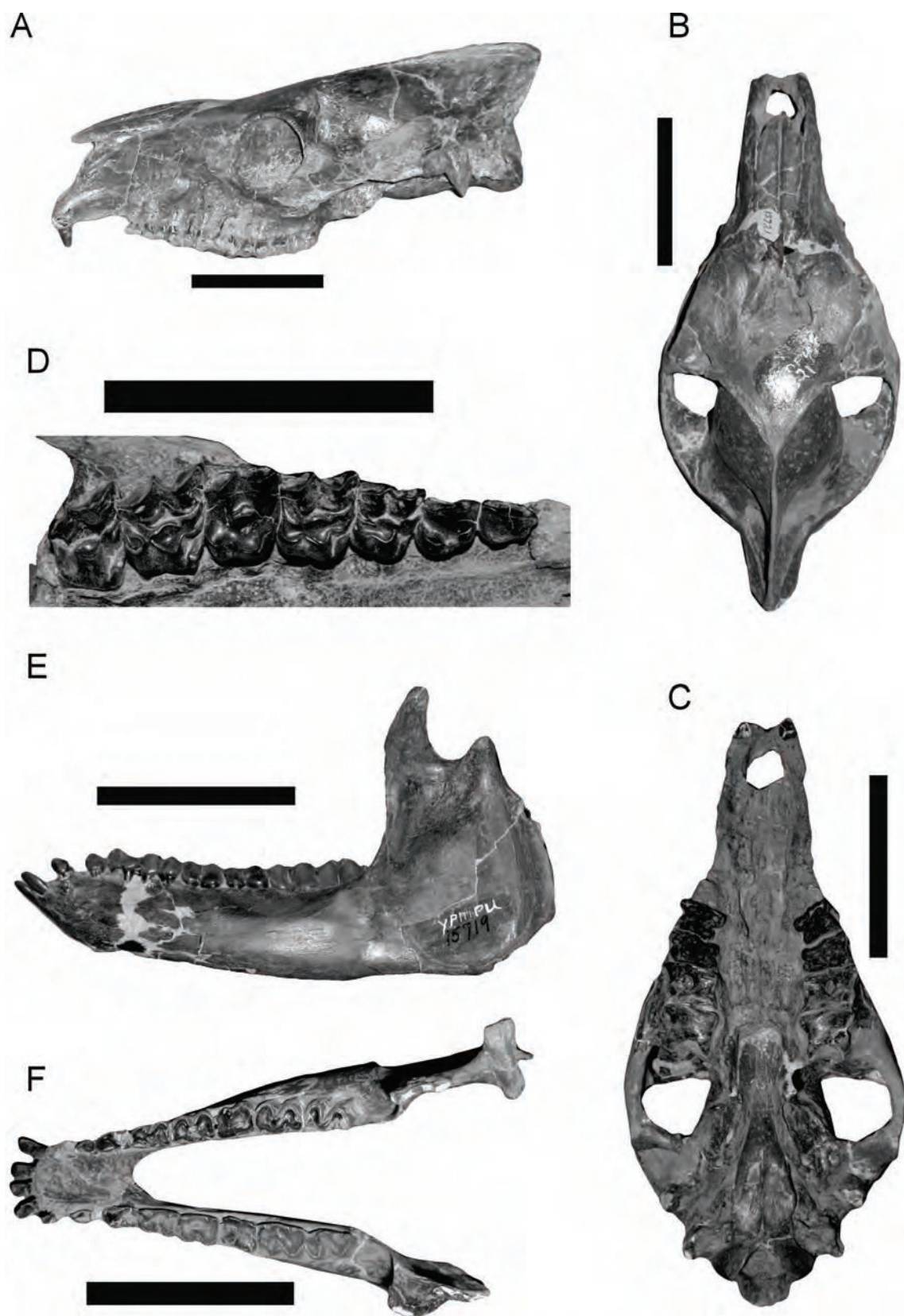


Lámina IV.10. *Thoatherium*. Vistas de cráneo: **A.** lateral (AMNH 9245); **B.** palatal y **C.** dorsal (YPM-PU 15721); **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales (MPM-PV 3492). Vistas de mandíbula: **E.** lateral (YPM-PU 15714). **F.** oclusal (YPM-PU 125714). Escala 5 centímetros.



Lámina IV.11. *Theosodon*. Vistas de cráneo (MACN-A 9264-88) **A.** lateral; **B.** palatal y **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales (AMNH 9230). Vistas de mandíbula (MACN-A 9264-88): **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 10 centímetros.

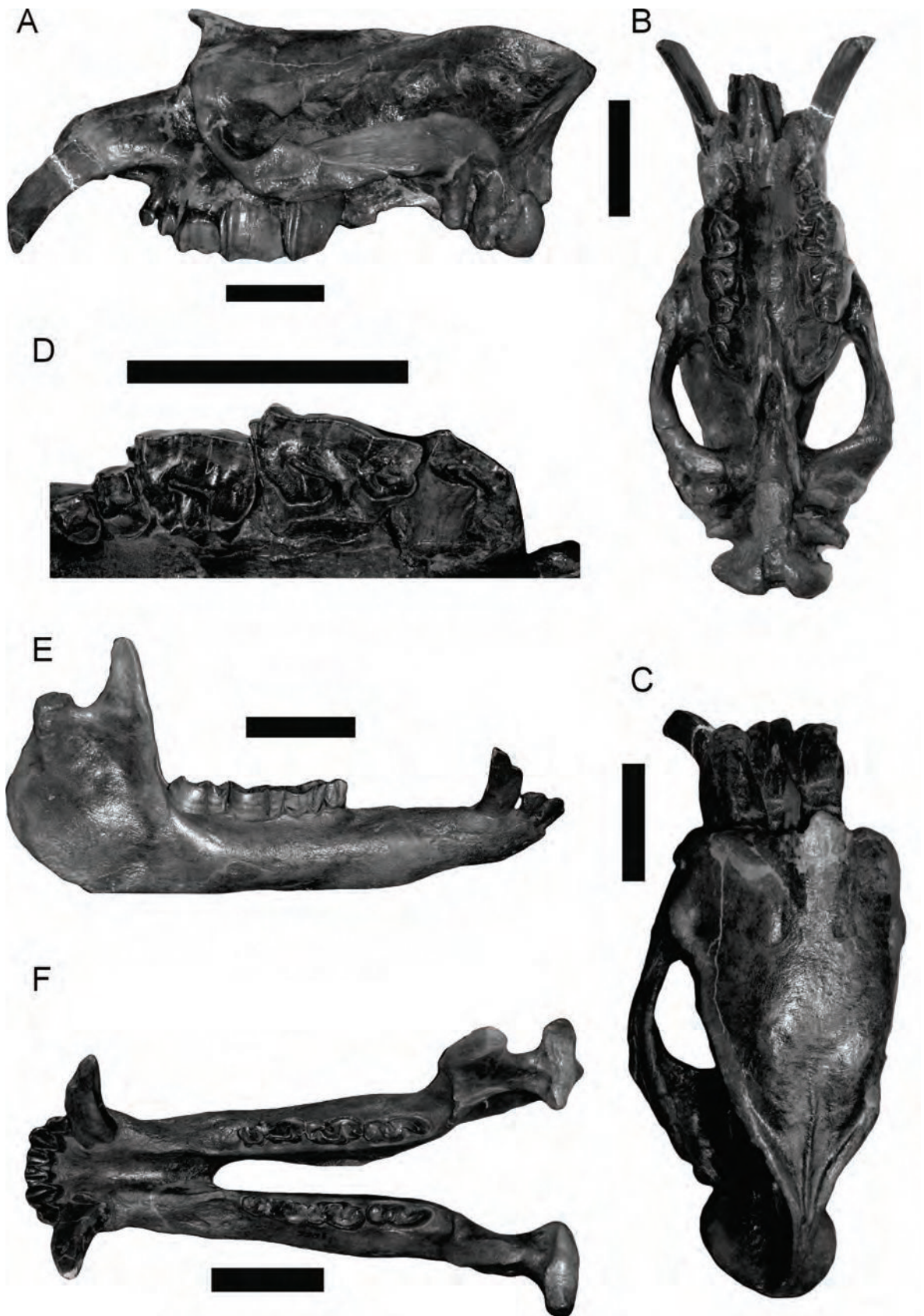


Lámina IV.12. *Astrapotherium* AMNH 9278. Vistas de cráneo: **A.** lateral; **B.** palatal; **C.** dorsal; **D.** Detalle superficie oclusal dientes yugales. Vistas de mandíbula: **E.** lateral; **F.** oclusal. Escala 10 centímetros.